

VISIT...

LANZAROTE
Caliente.COM



Издательство Московского университета • 1984

**Е. П. ДУРЫНИНА,
Л. Л. ВЕЛИКАНОВ**

**Почвенные
фитопатогенные
грибы**



**МОСКОВСКИЙ ГОСУДАРСТВЕННЫЙ УНИВЕРСИТЕТ
им. М.В.Ломоносова**

Е.П.Дурынина, Л.Л.Великанов

ПОЧВЕННЫЕ ФИТОПАТОГЕННЫЕ ГРИБЫ

Издательство Московского университета

1984

Дурынина Е.П., Великанов Л.Л. Почвенные фитопатогенные грибы. — М.; Изд-во Моск. ун-та, 1984, с. 107.

В учебном пособии рассмотрены основные сведения о биологии и экологии фитопатогенных грибов, обитающих в почвах, и о вызываемых ими поражениях растений. Большое внимание уделено разнообразию биотических связей этих грибов в экосистемах и причинам возникновения у них паразитизма. Описаны неинфекционные поражения корневой системы растений, возникающие в результате жизнедеятельности почвенных микроорганизмов и воздействий климатических и антропогенных факторов. Сделан обзор основных способов защиты растений от корневых болезней.

Ил. 8. Табл. 5. Библ. 48.

Печатается по постановлению
Редакционного-издательского совета
Московского университета

Научный редактор: член-корр. АН СССР М.В.Горленко

Рецензенты: доктор биол. наук А.Н.Полин
доктор биол. наук Б.А.Томилини



Издательство Московского университета, 1984 г.

ВВЕДЕНИЕ

С почвой связано большое число самых разнообразных видов микроорганизмов — бактерий, актиномицетов, грибов, водорослей, беспозвоночных животных и др. Общее количество их колеблется в разных почвах от нескольких сотен тысяч до нескольких миллиардов клеток на 1 г воздушно-сухой почвы. Биомасса микроорганизмов составляет от 1 до 8 и более тонн на 1 га пахотного слоя почвы. Микроорганизмы, обитающие в почвах, принимают активное участие в процессах минерализации органических веществ, образовании почвенного перегноя, иммобилизации питательных веществ и т.д. От их активности во многом зависят плодородие почвы и продуктивность растений. Среди почвообитающих микроорганизмов имеется ряд патогенных видов, способных вызывать вредоносные болезни растений, в том числе и поражения корней: гнили, увядания, "черные ножки", гипертрофии корней и др. Возбудителями заболевания корней чаще всего являются грибы. Для них почва является основным резерватом и источником инфекции. У многих фитопатогенных грибов жизненные циклы могут быть частично связаны с почвой — в ней накапливаются и сохраняются споры, происходит их прорастание, поиск восприимчивого хозяина и инфицирование последнего. Таковы многие виды ржавчинных, головневых грибов, возбудители склеротиниозов, серой гнили и других вредоносных заболеваний растений.

Поэтому микологические обследования почв должны быть обязательной частью общих программ фитопатологических обследований культурных ландшафтов.

Свойства почвы определяют не только активность грибов-паразитов, но и состояние растений-хозяев: их обеспечение водой и поступление элементов минерального питания. Почва обеспечивает сложное взаимодействие корневых систем растений с многочисленными микроорганизмами. Из почвы в растения могут попадать многие органические вещества, такие как ингибиторы и стимуляторы роста, образующиеся в процессе жизнедеятельности микроорганизмов [Красильников, 1958; Мишустин, Емцев, 1978].

С почвой связан цикл развития почвообитающих животных, многие из которых могут повреждать корни растений и косвенно способствовать поражению их фитопатогенными грибами. Некоторые из них способны переносить споры фитопатогенных грибов, бактерий и заражать ими растения, таковы, например, многие нематоды, клещи, насекомые, простейшие и др. [Тарр, 1975; Garrett , 1970].

Все многообразие агротехнических мероприятий, широкое применение минеральных удобрений и химических мелиорантов типа извести, пестицидов, загрязнение промышленными отходами и ряд других антропогенных воздействий на почву приводят к серьезным изменениям ее основных свойств и нарушению сложившихся взаимодействий между почвой, населяющими ее микроорганизмами и высшими растениями. Следствиями нарушения равновесия в природных экосистемах являются деградация почв, снижение урожайности сельскохозяйственных культур, широкое распространение болезней растений, в том числе и корневых гнилей.

Ежегодные потери урожая от корневых болезней составляют 5-15%, однако, нередко они достигают значительно больших величин - 40-70% и даже известны случаи полной гибели посевов. При этом поля приходится перепаживать и засеивать другой, невосприимчивой культурой, что приносит большие экономические потери [Чулкина, 1973; Тарр, 1976; Sallans, 1957; Garrett, 1970; Domsh, Gams, 1979].

Очень серьезную проблему почвенные фитопатогенные грибы представляют для тепличных хозяйств и культур закрытого грунта, где они являются основной причиной потерь урожая от болезней.

Поэтому защита растений от корневых патогенов становится все более острой проблемой современного земледелия. От ее решения во многом зависит количество и качество получаемой сельскохозяйственной продукции.

В настоящее время у нас в стране и за рубежом накоплен достаточно большой опыт по защите растений от корневых гнилей. Для повышения эффективности применяемых на практике защитных мероприятий необходимо хорошее знание биологии возбудителей болезней и механизмов взаимодействия их в почве с высшими растениями и сопутствующими микроорганизмами, а также влияние свойств почвы и проводимых агротехнических мероприятий на эти процессы.

Целью настоящего учебного пособия является дать основные представления о специфике инфекционных и неинфекционных болезней корней растений и способах защиты от них. Данное пособие не претендует на всесторонний охват проблем, связанных с почвообитающими фитопатогенными грибами. В силу ограниченного объема руководства это невозможно сделать. Поэтому основное внимание уделено рассмотрению некоторых аспектов биологии и экологии данной группы грибов и трудностям защиты от них. Кратко рассмотрен также вопрос о неинфекционных поражениях корней в почве. Материалом при написании данного пособия послужили курсы лекций, читаемые в Москов-

ском государственном университете на кафедрах низших растений, агрохимии и физиологии растений для слушателей факультетов повышения квалификации работников научно-исследовательских учреждений сельского хозяйства.

Авторы учебного пособия приносят глубокую благодарность члену-корреспонденту АН СССР М.В.Горленко за общую научную редакцию рукописи и докторам биологических наук А.Н.Полину и Б.А.Томилину за большой труд по написанию рецензии и за ценные советы и замечания при написании рукописи. Особую признательность авторы выражают редактору данного пособия Н.Г.Комлевой.

Г Л А В А I

ПОЧВООБИТАЮЩИЕ ФИТОПАТОГЕННЫЕ ГРИБЫ И ВЫЗЫВАЕМЫЕ ИМИ ПОРАЖЕНИЯ РАСТЕНИЙ

В почвах вместе с другими микроорганизмами встречаются и такие, которые способны вызывать заболевания растений и оказывать влияние на их продуктивность. В этой главе кратко будут рассмотрены разные случаи инфекционных повреждений растений, вызываемых почвообитающими грибами, в первую очередь — поражения корневой системы.

В таксономическом отношении и по физиолого-биохимическим свойствам почвообитающие фитопатогенные грибы очень разнообразны (табл. I). Среди них есть представители почти всех крупных таксономических групп грибов и миксомицетов, таких как Plasmodiophoromycetes (*Plasmodiophora brassicae*), Chytridiomycetes (*Olpidium brassicae*, *Synchytrium endobioticum* и др.), Oomycetes (виды *Pythium*, *Phytophthora* и др.), Ascomycetes (представители родов *Cochliobolus*, *Gaeumannomyces*, *Sclerotinia*), Basidiomycetes (виды *Corticium*, *Fomitopsis*, *Armillariella*, *Thanatephorus*), Deuteromycetes (многие виды *Fusarium*, *Drechslera*, *Bipolaris*, *Rhizoctonia*, *Verticillium*, *Thielaviopsis*).

Эти грибы вызывают разные по серьезности поражений и симптомам проявления болезни корней растений. Среди них можно назвать такие как выпревание сеянцев, гнили молодых растений, корневые гнили, гипертрофия корней, увядания растений, черные ножки, гнили корневых шеек и многие другие.

С почвой связаны циклы развития многих видов грибов, вступающих с растениями в симбиотрофические связи. Такова обширная группа микоризообразующих грибов: виды из родов *Glomus*, *Endogone* и других представителей порядка *Endogonales* (класс *Zygomycetes*), представители ряда аскомицетов (виды из *Tuberales*), многие базидиомицеты (особенно из агариковых и болетовых грибов). Микоризообразующие грибы не только улучшают минеральное питание растений и обеспечивают последних некоторыми стимуляторами роста типа витаминов, ауксинов, цитокининов и др., но и защищают корни от нападения многих корневых патогенов. Поэтому споры микоризообразующих грибов следует вносить в почву под посадки молодых растений для улучшения их роста и фитосанитарного состояния. На практике это широко применяется, например, при насаждении лесополос, плантаций

Почвообитающие грибы и вызываемые ими болезни растений

Виды грибов и их стадии	Тип заболевания и характер паразитизма	Растения-хозяева и специализация	Распространение
I	2	3	4
Plasmodiophora brassicae Woron	<u>Plasmodiophoromycetes</u>		повсеместно
	кила крестоцветных;	крестоцветные, более 200 видов	
	облигатный паразит		
Spongospora solani (subterranea) (Wallr.) Lag.	порошистая парша корней, клубней, столонов;	пасленовые (картофель, томаты, паслен и др.) специализация широкая	в зоне умеренного увлажнения и умеренных температур
	облигатный паразит		
Olpidium brassicae (Woron.) Dang.	<u>Chytridiomycetes</u>		--
	черная ножка, ожог корней, сухая гниль корней;	крестоцветные (капуста и др.), лен, табак, салат-латук специализация широкая, возможны физиологические расы	
	облигатный паразит		
O. trifolii	гниль корней	клевер специализация узкая	--
O. viciae	облигатный паразит	вика специализация узкая	
	гниль корней;		
	облигатный паразит		

I	2	3	4
<i>Synchytrium endobioticum</i> (Schilb) Perc.	рак клубней и столонов, особо опасное заболевание; облигатный паразит	пасленовые, тыква и др. специализация широкая	в зоне умеренного увлажнения и умеренных температур
<i>Phytophthora sacorum</i> (omnivora) (Lebert et Cohn) Schrot.	<u>Oomycetes</u> гниль проростков и корней, раневые инфекции; факультативный паразит	83 рода растений из 44 семейств (розоцветные, бобовые, голосемянные и др.	повсеместно, но чаще в южных районах и субтропиках
<i>Ph. parasitica</i> Dast	раневые инфекции, гнили проростков и корней; факультативный паразит	72 рода растений из 42 семейств	в основном в субтропиках
<i>Ph. palmivora</i> Butl.	раневые инфекции, гнили корней, стеблей, плодов; факультативный паразит	51 род из 29 семейств часто на сем. пальмовых, специализация широкая, но есть физиологические расы	в основном в тропиках и субтропиках
<i>Ph. scutrogea</i> Peth et Laff.	гнили корней; факультативный паразит	бобовые, в том числе люцерны и др. группы, специализация широкая	повсеместно в зоне умеренного увлажнения и умеренных температур
<i>Ph. cinnamomi</i> Rands.	гнили корней, стеблей, плодов; факультативный паразит	212 видов из 117 родов, только двудольные	всюду в теплых районах

1		2		3	4
<i>Ph. citricola</i> Klob		корневые и стеблевые гнили; факультативный паразит		цитрусовые и др.	широко в субтропиках
<i>Ruthium debaryanum</i> Hesse		гнили корней, проростков; факультативный паразит		очень широкая специализация: голосеменные, покрытосеменные, бобовые, крестоцветные злаки и др.	повсеместно, в широком интервале температур и влажности
<i>P. irregulare</i> DB		гнили корней, сеянцев, сосудистые некрозы; факультативный паразит		сахарная свекла, лещины породы, фруктовые деревья и др.	повсеместно
<i>P. arphanidermatum</i> (Edson.) Fitzp.		гнили всходов, корней, стеблей; факультативный паразит		более 80 видов растений, особенно злаки, бобовые, пасленовые	всюду, в умеренной зоне и субтропиках
<i>P. sylvaticum</i> DB		гнили корней, всходов, стеблей, плодов факультативный паразит		древесные растения, а также злаки, лен, земляника и др.	всюду в умеренной зоне
<i>P. arthenomanes</i> Drechs.		гнили корней; факультативный паразит		злаки, в том числе просо	в лугово-степной и степной зоне
<i>P. monospermus</i> Pringsh.		гнили корней; факультативный паразит		злаки, в том числе просо	—"

I	2	3	4
<i>Arhanomyces euteiches Jones et Drechs.</i>	гнили корней, кагатные гнили; облигатный паразит	специализация широкая сахарная свекла, бобовые.	в Сев. полушарии в зоне умеренного увлажнения
<i>A. cochlioides Drechs.</i>	кагатные и корневые гнили; облигатный паразит	узкая специализация, сахарная свекла	в зоне умеренного увлаж- нения
<u>Ascomycetes</u>			
<i>Gibberella fujikuroi</i> (Saw.) Woll. (конид. стад. <i>Fusarium moniliforme</i> Schedl)	гнили всходов и фузариоз, факультативный паразит	узкая специализация: кукуруза и некоторые другие злаки	лугово-степная, степная зоны
<i>Leptosphaeria herpotrichoides</i> de Not.	гнили корней и корневых шеек, факультативный паразит	пшеница и др. злаки	локально в лесо-луго- вой зоне
<i>Pyrenochaeta terrestris</i> (Hans), Gorenz, Walker et Larson.	гнили корней, факультативный паразит	кукуруза, овес и др. злаки	лугово-степная и степ- ная зоны
<i>Sclerotinia</i> (Wetzelin) libertiana Fuck	склеротиниоз, белая гниль, факультативный паразит	подсолнечник, табак, овощные и др.	повсеместно
<i>S. graminearum</i> Elen.	гнили семянцев, факультативный паразит	голо- и покрытосемен- ные, злаки и др.	в лесолуговой зоне

I	2	3	4
<i>S. borealis</i> Bub. et Vleug	корневые и стеблевые гнили, факультативный паразит	озимые хлебные злаки	единично, в высокогорных областях США
<i>S. trifoliorum</i> Erikss.	рак и гнили корней, факультативный паразит	клевер, люцерна и др. бобовые	в северных районах, локально на кислых почвах
<i>S. sclerotiorum</i> (Lib.) D.B.	склеротиниоз, гнили всходов и корней, факультативный паразит	кукуруза, свекла, цинкорий, подсолнечник, морковь, томат, фасоль, бобы, горох, салат, лен, петрушка, картофель	широко в лесостепевой и лугово-степной зоне
<i>Rosellinia aquila</i>	гнили корней и стволов	шелковица	повсеместно в степной зоне
<i>R. bunodes</i> (Berk et Br.) Sacc.	черная гниль корней, факультативный сапротроф	цитрусовые	в субтропиках
<i>R. pero</i> Pat.	черная гниль корней, факультативный сапротроф	цитрусовые, перец и др.	в субтропиках
<i>R. quercina</i>	гнили корней и стеблей, факультативный сапротроф	дубы, особенно молодые	лесо-луговая и лугово-степная зона европейской части
<i>R. necatrix</i> (Hart.) Berl.	белая гниль корней и стеблей	грецкий орех, виноград	в субтропиках

I	2	3	4
Gaeumannomyces graminis (Sacc.) Arx et Oliver (син. Ophiobolus graminis Sacc., Linoscypha varicetii (B. et Br.) Petr.)	гнили корней, факультативный паразит	озимые пшеницы, ячмень, овес и др. злаки. Есть формы, специализированные на пшенице (f. tritici), овсе (f. avenae), возможно существование физиологических рас	Северная Европа, Прибалтика, Северный Кавказ и др.
Ophiobolus hercynicus Sacc.	гнили корней, факультативный паразит	пшеница и некоторые др. злаки	локально в лесолуговой и лугово-степной зоне
Clavaria nivalis Scharf nit (син. C. graminicola Berk. et Br. Wr.) конид. стадия Fusarium nivale Fr. Sacc.	"снежные плесени", выпревания воходов, "розовая плесень", гнили корней, факультативный паразит	озимые зерновые злаки	широко распространена конид. стадия гриба (F. nivale), половая стадия локально в лесолуговой зоне
Rhizina undulata Fr.	гнили корней саженцев, факультативный паразит	хвойные породы, каштан и др.	в лесолуговой зоне
Thelephora terrestris Ehrenb.	Basidiomycetes		в лесолуговой и лугово-степной зоне
	гниль сеянцев, факультативный паразит	сосна, ель, береза и др.	
Clavaria ligula Scharf.	выпревания и гнили сеянцев лесных пород и воходов злаков, факультативный паразит,	лесные породы, злаки	в лесолуговой зоне

I	2	3	4
<i>Fomitopsis annosa</i> (Fr.) Karst.	"корневая губка", гниль корней, факультативный паразит	древесные породы - ель, сосна, пихта, береза и некоторые другие	широко в субарктической зоне
<i>Armillariella mellea</i> (Fr.) Quel	гнили корней и стволов, факультативный паразит	многие хвойные и лиственные породы, фруктовые деревья и кустарники	очень широко в Северном полушарии
<i>Corticium galactinum</i> (Fr.) Burt.	гнили корней и стволов, факультативный паразит	яблоня и другие плодовые и лесные деревья	в лесно-луговой зоне
<i>Clitocybe parasitica</i> Wil.	гнили корней, факультативный паразит	пекан и др.	локально в субтропиках
<i>Clitocybe tabescens</i> (Fr.) Bers.	гнили корней, факультативный паразит	цитрусовые, пальмы, пер- сики и др.	в субтропиках
<i>Huholoma replexum</i> Reck.	гнили корней, стеблей, веток, факультативный паразит	плодовые кустарники (черная и красная сморо- дина и др.)	локально в лесно-луго- вой зоне
<i>Poria varoparia</i> (Fr.) Ske.	гниль корней и оснований стволов, факультативный паразит	цитрусовые	субтропики
<i>Helicobasidium</i> пошра Tanaka	красная гниль корней и древесины, факультативный паразит	хурма, фейхоа и др.	субтропики (Япония, Вьетнам и др.)
<i>H. purpureum</i> (несов. стадия <i>Rhizoctonia</i> <i>strobilum</i>)	гнили корней, паразитирует только несовершенная стадия	кормовые и овощные куль- туры, люцерна, свекла и др.	широко в лесно-луговой зоне

I	2	3	4
	<u>Deuteromycetes</u>		
<i>Bipolaris sorokiana</i> (Sacc. in Sorok.) Shoem. (телеоморфа: <i>Cochliobolus sativus</i> (Ito et Kurib.) Drechs.)	корневые гнили, "черные зародыши", листовые пятнистости факультативный паразит	яровые злаки, особенно ячмень и пшеницу; дикорастущие злаки, реже на бобовых и др. растениях; более 60 хозяев; вопрос о физиологической специализации пока неясен.	во всех климатических зонах, во всех районах земледелия
<i>Curvularia lunata</i>	гнили корней, пятнистости листьев, паразитизм на других грибах, факультативный паразит.	на многих видах злаков	во всех зонах земледелия
<i>Cercospora heliotrichoides</i> Fron.	гнили корневых шейек, глазковые пятнистости	на многих видах злаков, чаще на озимых пшеницах	всюду в зоне умеренного климата
<i>Fusarium</i> Link (многие виды: <i>F. graminearum</i>, <i>F. oxysporum</i>, <i>F. solani</i>, <i>F. avenaceum</i>, <i>F. culmorum</i>, <i>F. nivale</i>, <i>F. moniliforme</i>, <i>F. gibbosum</i>, <i>F. semitectum</i>, <i>F. javanicum</i>)	гнили корней, сосудистые увядания, загнивания семян и проростков, фузариозы, факультативные паразиты	на очень многих видах растений из разных систематических групп; наиболее опасны увядания хлопчатника, фузариозы злаков, бобовых и др. культур; в ряде видов есть специализированные формы.	во всех зонах земледелия
<i>Verticillium</i> Nees (<i>V. dahliae</i>, <i>V. albo-atrum</i> и другие)	сосудистые увядания, вертициллезы; факультативные паразиты	очень широкий круг хозяев, низкая специализация, хотя описаны физиол. расы у некоторых видов; наиболее изучен вилт хлопчатника.	всюду в зонах земледелия, наиболее вредоносны в южных районах

I	2	3	4
<i>Rhizostonia solani</i> Zehn. (телеоморфа: <i>Thanaosphaeria cucumeris</i>)	болезни всходов, черные гнили корней, черная парша; факультативный паразит	широкий круг растений-хозяев, наиболее часто обнаруживается на пасленовых (картофеле, томатах), табаке и ряде др. Нередко обнаруживается в теплицах.	во всех зонах земледелия, чаще в южных районах
<i>Thielaviopsis basicola</i> (Berk. et Br.) Ferr.	черные гнили корней, "черные ножки", факультативный паразит	имеет более 100 видов хозяев; наиболее сильно поражаются хлопчатник, бобовые, табак; на злаках практически не встречается. Специализация практически отсутствует.	во всех зонах земледелия, чаще в южных районах
<i>Sclerotium Tode</i> (S. rolfsii, S. bataticola и др.)	склеротиниозы, повреждения корней и оснований стеблей	на многих видах растений: подсолнечнике, арахисе, томатов, фасоли и др.	в южных районах земледелия, реже в зонах умеренного климата

сосны и в ряде других случаев.

ГИБЕЛЬ СЕМЯН И ПРОРОСТКОВ

Эти болезни обнаруживаются в посадках молодых растений: после перенесения рассады в грунт, на всходах яровых и озимых культур. Чаще всего их можно наблюдать в весенний или осенний периоды. Распространены они во всех зонах земледелия. Иногда эти заболевания называют выпреванием посевов.

Причины, вызывающие гибель проростков и саженцев, могут быть различными: загнивание и гибель самих семян, загнивание и разрушение первичных проростков, повреждение молодых растений — их корней, корневых шеек, стеблей. В ряде случаев можно наблюдать неспецифическую гибель семян и проростков, вызываемую не грибами или другими микроорганизмами, а неправильной агротехникой или неблагоприятными условиями среды — вымерзание, вымокание, задохание в переувлажненных почвах, ожог высокими дозами удобрений или ядохимикатов.

Наиболее характерным симптомом данного типа поражений является сильное размягчение или почти полное разрушение вегетативных тканей проростков, особенно первичных зародышевых корней и стебельков (рис. I). Пораженные ткани нередко темнеют. Происходит это под влиянием токсинов и ферментов фитопаразитов, а также от механического воздействия разрастающегося мицелия грибов. Развитие болезни приводит к сильному изреживанию посевов. Иногда гибель проростков носит очаговый характер, тогда в посевах образуются зоны отсутствия роста растений — "плешины".

Развитию гнилей проростков озимых культур во многом способствуют холодные малоснежные зимы, после которых растения в посевах бывают сильно ослаблены. Яровые культуры также страдают от этих болезней, особенно в холодные влажные весны или после заморозков.

В ряде случаев эти заболевания могут наносить значительный урон хозяйству, так как сильное изреживание посевов вынуждает к пересеву пострадавших полей новыми культурами.

Распространение этих заболеваний в ненарушенных природных биогеоценозах — в лесах, лугах, степях и пр. не изучено. Однако можно с уверенностью сказать, что там они не только встречаются, но и, по-видимому, являются одним из важнейших механизмов регуляции плотности травостоя и его видового состава. В биоценозах в отличие от агроценозов нет идеальных возможностей для обеспечения

ывивания и роста определенных видов растений. Эти условия мы создаем искусственно на производственных полях, обеспечивая растениям подкормку, защиту от сорняков, болезней и пр. Поэтому в биогеоценозах гнили проростков, вероятно, являются одним из основных заболеваний растений, вызываемых почвообитающими грибами и регулирующих первичную продуктивность этих экосистем, а также временную смену видов (сукцессию).

Возбудители этих заболеваний не специфичны, способны поражать большой круг растений-хозяев-зерновые, бобовые, технические культуры, древесные породы и пр. Это могут быть многие виды малоспециализированных фитопатогенных грибов, таких как *Fusarium*, *Corticium*, *Pythium*, *Phytophthora* и др.

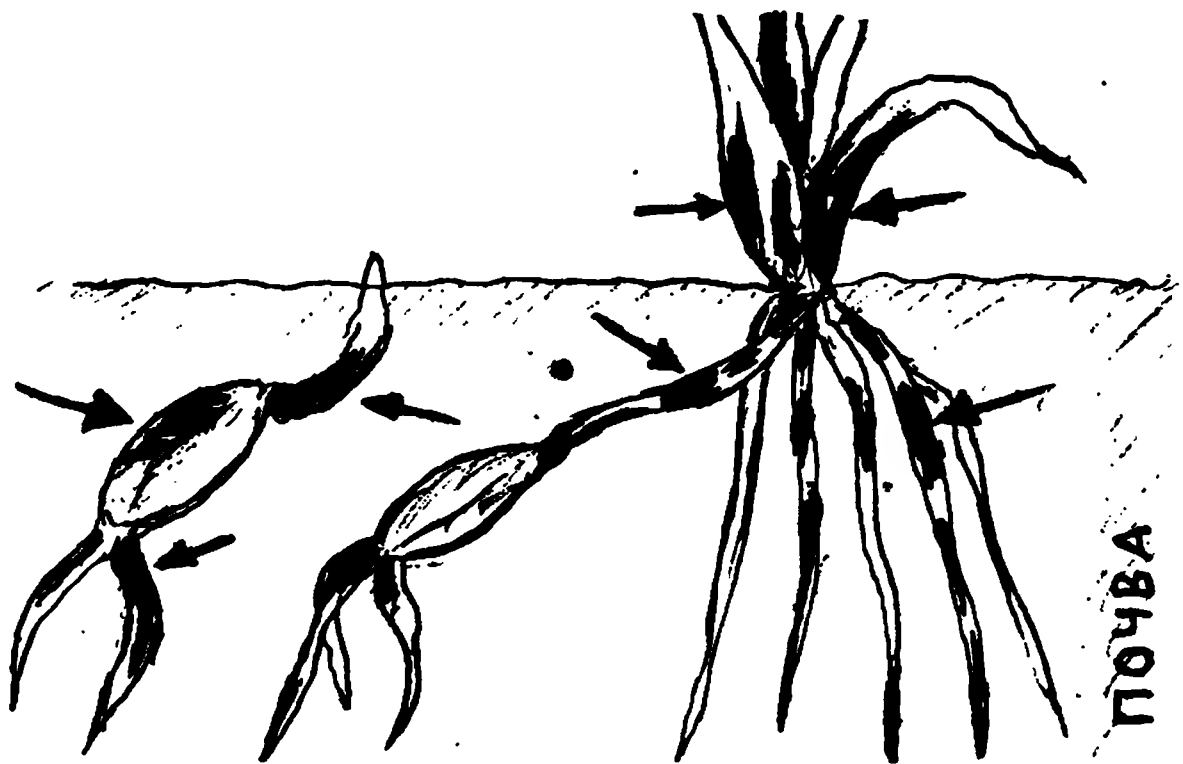


Рис. I. Поражение проростков возбудителями гнили проростков. Стрелками показаны возможные места поражений. Черная штриховка обозначает места вероятного разрушения тканей

Гнили проростков во многих случаях вызываются возбудителями зерновых гнилей растений, виды *Bipolaris*, *Drechslera*, *Rhizoctonia*, *Helaviopsis* и др. На ослабленных проростках и саженцах в качестве вторичных паразитов часто можно обнаружить виды *Alternaria*, *Cladosporium*, *Botrytis* и даже некоторых представителей апротрофных грибов, например, *Penicillium*. Основным источником инфекции служит почва. Семенные инфекции, кроме "черного зародка" у злаков, вероятно, большого значения не имеют. Проростки и молодые растения более чувствительны к фитопатогенным грибам по сравнению со взрослыми растениями. Они также очень чувствительны к различным нарушениям агротехники. Поэтому для снижения потерь

за счет гнилей проростков необходимо тщательно соблюдать глубины заделки семян и густоту посевов. Положительный эффект может дать протравливание семян фунгицидами широкого спектра действия типа ТМД, гранозана и др.

КОРНЕВЫЕ ГНИЛИ

Это самый распространенный тип заболеваний, вызываемый почвообитающими фитонатогенными грибами. Встречаются эти болезни во всех зонах земледелия и поражают практически все культурные растения. Часто их можно обнаружить и в ненарушенных биогеоценозах. Однако, роль корневых гнилей в фитосанитарном состоянии и продуктивности последних еще не изучена.

По своему происхождению корневые гнили можно подразделить на две группы: инфекционные, т.е. вызываемые фитопатогенными микроорганизмами, и непаразитические (см. гл. II).

Инфекционные или собственно корневые гнили, обыкновенные корневые гнили можно в свою очередь условно подразделить на три группы.

1) Специфические, вызываемые определенными, присущими данной культуре или данному типу заболевания организмами. Например, фитофторозы, офиоболезы, корневая губка хвойных, обыкновенная корневая гниль злаков и др. Данные заболевания как правило первичны. По способу питания возбудители первичных корневых гнилей могут быть биотрофами и некротрофами, либо обладать смешанным типом питания.

2) Неспецифические корневые гнили, вызываемые сопутствующим возбудителями — бактериями, нематодами, простейшими и др. Обычно эти паразиты проникают в корни через различные повреждения. Иногда среди таких возбудителей можно обнаружить и сапротрофные грибы, некротрофы, развивающиеся на отмирающих тканях корней. Своими токсическими выделениями эти грибы еще более ослабляют растения, вызывая обширную некротизацию корней и стеблей. К числу таких грибов можно отнести представителей *Penicillium*, *Alternaria*, *Cladosporium* и др.

3) Смешанные инфекции, вызываемые несколькими возбудителями обычно вторичны. После повреждения корней специфическими фитопатогенами открывается возможность для проникновения в них других видов грибов. Нередко могут возникать смешанные инфекции, индуцированные специфическими паразитами, например, фузариозно-

гельминтоспориозная корневая гниль злаков, распространенная на обширных территориях Земного шара.

Общими симптомами корневых гнилей растений является поражение корневой системы, особенно молодых корешков, пострадавшие участки темнеют и часто отмирают. При массивных разрушениях корня растения становятся неустойчивыми, легко выдергиваются из почвы. Корневые шейки растений темнеют, иногда значительно. На этой стадии болезнь становится заметной при визуальных обследованиях посевов. Вследствие нарушения питания при поражении корня растения отстают в росте, нередко бывают хлоротичны. Симптом белостебельности обычно не специфичен и может наблюдаться при разных заболеваниях. Из-за подгнивания основания стебля может появиться симптом ломкости. На некоторых полях наблюдается полегание растений. Симптом не специфичен, обнаруживается и при других болезнях. К концу вегетации нарушается развитие генеративных органов. Например, у злаков проявляется пустоколосость и шуплость зерна.

В этиологии корневых гнилей большую роль играют токсины грибов-возбудителей, среди которых можно назвать фузариевую кислоту, продуценты — некоторые виды *Fusarium*, гельминтоспорал, лонгиролен и викторин (*Bipolaris sorokiniana*), альтернариол и альтернариевая кислота у видов *Alternaria*, токсические метаболиты известны также у *Verticillium*, *Rhizium*, *Phytophthora* и многих других корневых паразитов.

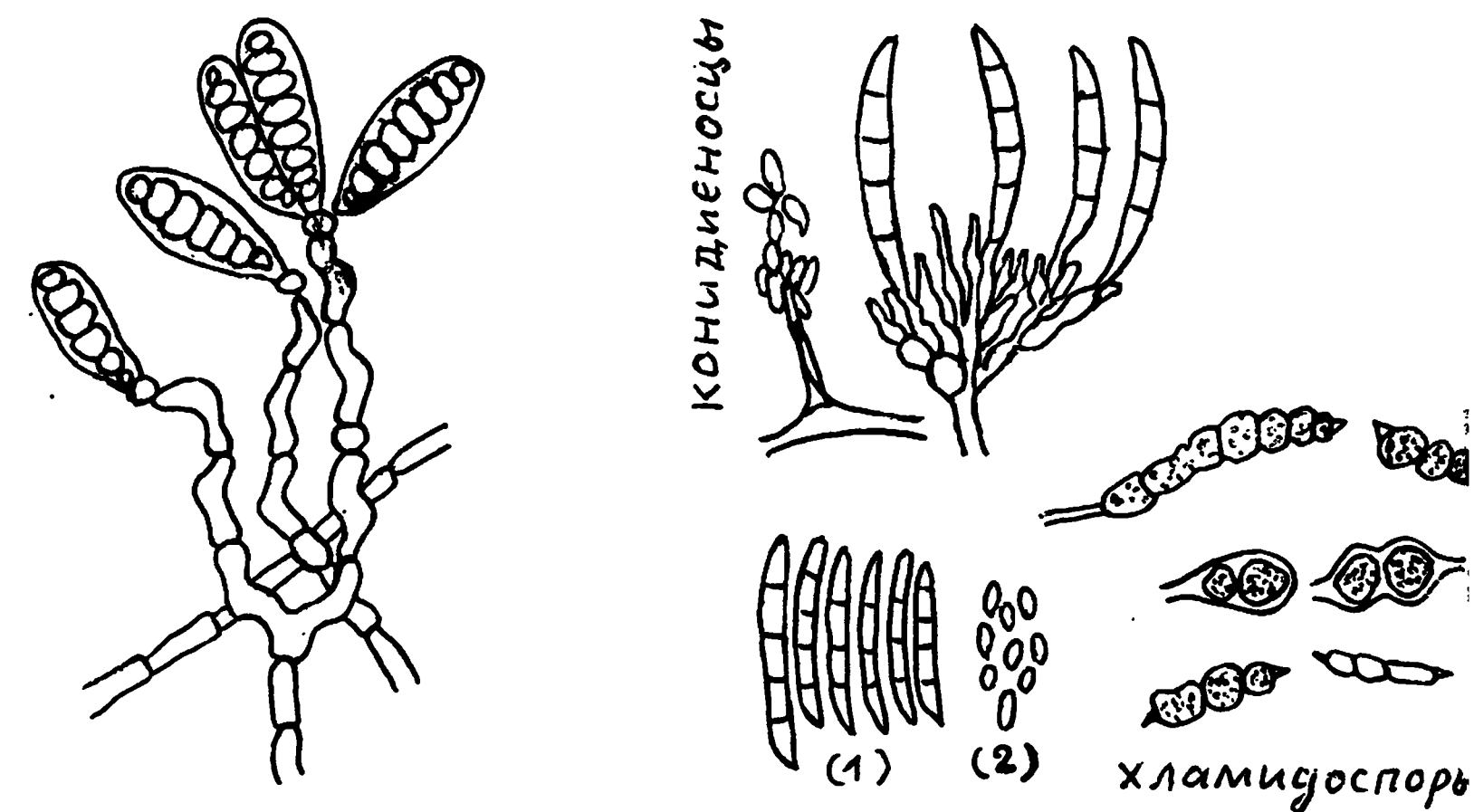
К корневым гнилям восприимчивы растения на всех стадиях развития. Тем не менее, наибольшие повреждения, вплоть до гибели, наблюдаются у молодых растений.

Основными источниками возбудителей корневых гнилей являются почва и запаханые пожнивные остатки. Инфекционные структуры грибов-возбудителей сохраняются в почве многие месяцы и даже годы.

Ниже описаны некоторые наиболее распространенные возбудители корневых гнилей и вызываемые ими болезни растений. В некоторых случаях в скобках приведены английские названия этих болезней, широко применяемые в мировой литературе.

Обыкновенная корневая гниль яровой пшеницы (common root rot)

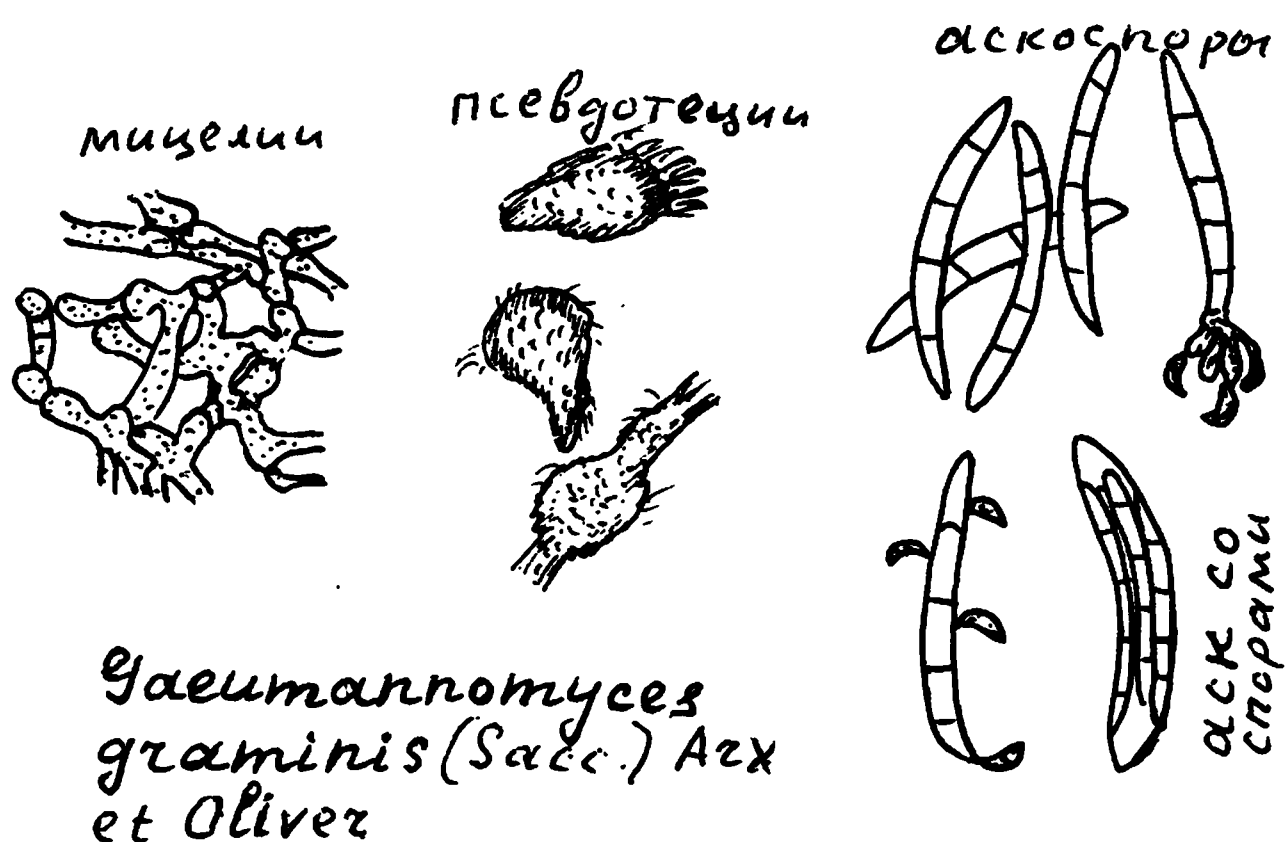
Заболевание распространено повсюду на Земном шаре. Основными возбудителями болезни являются грибы из родов *Fusarium*, *Bipolaris* (рис. 2). Часто они встречаются вместе (смешанные инфекции), вызывая гельминтоспориозно-фузариозные корневые гнили злаков.



Bipolaris sorokiniana
(Sacc. in Sorok.) Schoem.

макро-(1) и
микро(2)-конидии

Fusarium sp.



Gaumannomyces
graminis (Sacc.) Azh
et Oliver

Рис. 2. Некоторые представители возбудителей корневых
гнилей растений

Гриб *Bipolaris sorokiniana* (синонимы - *Helminthosporium sativum* P.K et B., *H.sorokinianum* Sacc.) относится к классу Deuteromycetes сем. Dematiaceae . Известна его совершенная стадия. Однако половая стадия не играет роли в патогенезе. Встречается она только в Японии и близлежащих районах Азии. Повсеместно распространена только конидиальная стадия гриба - *B.sorokiniana* . В СССР этот возбудитель встречается в Сибири, на Северном Алтае, в Казахстане, Нечерноземье РСФСР, в некоторых областях Украины, на Северном Кавказе и в ряде др. районов. Гриб имеет крупные темные многоклеточные споры, способные выживать в почве и на растительных остатках не менее 2-6 лет. Обычно хорошо развивается после прохладной влажной весны, сменяющейся жарким и сухим летом. При массовом развитии поражает не только корни растений, но листья и генеративные органы, попадая в семена ("черный зародыш"). В конце вегетации на растениях, пораженных *B.sorokiniana* , в массе появляется *Alternaria alternata* , вызывая сплошное почернение стеблей, листьев и колосьев пшеницы, ячменя и некоторых других злаков. *B.sorokiniana* в большей степени поражает мягкие сорта пшеницы и ячмень, чем другие виды злаков. Однако его можно обнаружить в лесных почвах и на дикорастущих злаках, особенно на мятликах, щирце, еже и др. Всего для этого патогена известно более 60 видов дикорастущих и культурных растений-хозяев. Устойчивых сортов яровых пшениц и ячменей к *B.sorokiniana* в мировой селекции нет, хотя известны некоторые выносливые сорта и гибриды.

Виды *Fusarium* также вызывают корневые гнили злаков и многих других видов растений. Среди них можно назвать таких широко распространенных паразитов, как *F.graminearum*, *F.avenae*, *F.oxysporum*, *F.solani*, *F.culmorum* . Поражают как яровые, так и озимые сорта злаков. Наиболее тяжелые заболевания вызывают в Черноземной зоне земледелия, в Молдавии, Средней Азии и других местах СССР. Грибы образуют два типа конидий - макро- и микроконидии. Кроме того у них известны хламидоспоры (рис. 2) . Они обычно вызывают общее (системное) поражение растений, проникая из корней в стебли, листья и генеративные органы. Инфекция передается через почву, с растительными остатками и семенами. Споры возбудителей выживают в почве в течение 1-6 лет и более. Устойчивых к фузариозам сортов растений злаковых нет. Как и в случае с *Bipolaris sorokiniana* в конце вегетации растения, пораженные фузариозом, часто колонизируются видами *Alternaria* и *Cladosporium* , вызывающими почернение стеблей и колосьев.

Из иных возбудителей обыкновенной корневой гнили следует упомянуть *Curvularia Lunata*, *Helminthosporium graminlarum*, *Rhizoctonia solani*.

Корневые гнили озимых злаков
(офиоболез, take-all)

Озимые злаки: пшеница, ячмень, дикорастущие виды часто болеют офиоболезом, возбудителем которого является *Ophiolus graminis* (син. *Gaeumannomyces*, *Loculoascomycetes*, *Pleosporales*) . Заболевание распространено в Западной Европе - Великобритания, Голландия, Дания, во влажных районах США, в Австралии. В СССР оно встречается в Прибалтике, Северном Кавказе, реже на Украине и в Нечерноземной зоне. К концу вегетации на побуревших основаниях стебля и корневых шейках происходит образование псевдотециев возбудителя. Псевдотеции имеют размеры до 300-400 мкм, обычно шаровидно-приплюснутые, грушевидные, черные, с порусом на вершине. Сумки (аски) многочисленные, обычно булабовидные, между сумками сохраняются остатки центра плодового тела-псевдопарафизы. Аскоспоры длинные и узкие 70-80 x 3-5 мкм, обычно многоклеточные, тонкостенные, бесцветные, при микроскопировании почти прозрачные. Гриб сохраняется на отмерших растительных остатках. Заражение растений происходит чаще в фазу проростков и появления первых листьев. В пораженных тканях грибок образует скопления гиф, иногда мицелиальные тяжи. На гифах образуются разветвленные выросты - гифоподии, проникающие в клетки и межклетники хозяина. Обычно грибок локализован в корневой системе, откуда он к концу вегетации хозяина проникает в корневую шейку и основание стебля, образуя обширные мицелиальные скопления, на которых формируются псевдотеции (рис. 2).

Грибок сравнительно более специализирован, чем возбудители гельминтоспориозной и фузариозной гнилей, поражает в основном озимую пшеницу, в меньшей степени ячмень и овес. Есть две специализированные формы *Gaeumannomyces graminis*: *tritici*, *avenae* [Garrett , 1970]. В литературе обсуждается вопрос о существовании физиологических рас у этого возбудителя [Тарр, 1975]. Однако, с другой стороны известны случаи поражения этим патогеном многих видов злаков: пырея, ежи, овсяницы, лисохвоста, а также осок, люпина и др. [Butler , 1961; Salans , 1957]. В культуру *G.graminis* выделяется плохо. Растет довольно медленно.

Остается открытым вопрос о конидиальной стадии *G.graminis*

ранее считалось, что анорморфой последнего является *Phialophora radicicola*, часто встречающийся в разных почвах дейтеромицет. Однако последние исследования [Deacon, 1976 и др.] показали, что *P. radicicola* не связана родственными связями с *G. graminis* и представляет скорее всего его сбалансированного гиперпаразита, чем конидиальную стадию. В пользу такого вывода свидетельствуют данные о заметном снижении численности популяций *G. graminis* при массовом развитии или искусственном внесении в почву конидий *P. radicicola*.

На этом основании предпринимаются попытки разработки биометода защиты растений от офиоболезней корневой гнили с использованием *P. radicicola*.

Потемнение основания стебля пшеницы

Это заболевание внешне очень похоже на офиоболез злаков. Встречается оно примерно в тех же регионах, где и офиоболез. На основании стеблей происходит побурение тканей и формируются округлые плодовые тела - пикниды возбудителя *Wojnowicia graminis* (Deuteromycetes, Sphaeropsidales). Пикниды гриба темные, почти черные, похожи на псевдотеции *Gaeumannomyces graminis*. Конидии буровато-желтые, обычно многоклеточные. В отличие от офиоболеза, корневая гниль, вызываемая *W. graminis* менее вредоносна. Однако о ней известно пока еще немного. Вероятно, чаще всего ее путают с офиоболезом, так как различия возбудителей могут быть выявлены только с помощью микроскопии.

Корневые гнили бобовых

Зерновые бобовые и кормовые бобовые травы в сильной степени поражаются питиозными и фузариозными корневыми гнилями: *Rhizoctonia debarianum*, *R. ultimum*, *R. arrheni* и др., а также *Fusarium oxysporum*, который имеет ряд специализированных форм - *f. pisi*, *f. lupini*, *f. trifolii*; *F. solani*, *F. avenaceum* и др.

Из специфических корневых паразитов необходимо назвать *Aphanomyces euteiches* повсеместно распространенный в Европейской части СССР и в других районах северного полушария. Гриб является облигатным паразитом, его покоящиеся споры в почве сохраняются в течение нескольких лет. Источником и резервуаром заболевания является в первую очередь почва.

Из других, менее специализированных корневых патогенов, можно обнаружить *Rhizoctonia solani*, *Verticillium albo-atrum*, *V.dahliae*, *Sclerotinia sclerotiorum*, *S.trifoliorum*.

Корневые гнили древесных растений

Дикорастущие и плодовые деревья также страдают от поражения корней грибами. Симптомы болезни бывают те же, что и у травянистых растений - ослабление прироста, пониклость, хлоротичность, засыхание и опадение листьев. Корни темнеют, местами некротизируются. Нередко возбудители из корней проникают в стволы деревьев, вызывая сердцевинные гнили [Жуков, Миловидова, 1980]. Болезни распространены в лесных ценозах, культурных посадках и в плодовых садах.

Возбудителями этих болезней являются многие виды грибов, в том числе: *V.albo-atrum*, *V.dahliae*, *Rhizoctonia* , некоторые виды *Fusarium*, *Pythium* и др. Большую роль в этих случаях играют базидиомицеты, распространенные почти исключительно на древесных растениях. Это в первую очередь осенний опенок *Armillariella mellea* , поражающий большой круг хозяев - хвойные, широколиственные, лиственные породы, а также культурные плодовые деревья - яблоню, грушу, цитрусовые, персиковые деревья, многие плодовые кустарники и др. Гриб поселяется на живых корнях растений, но плодоносит обычно на погибших стволах. В почве и внутри дерева паразит распространяется с помощью ризоморф - особых мицелиальных тяжей, защищенных толстым покровным слоем. Скорость распространения ризоморф в почве может достигать 10-15 м в год.

Сам вид *A.mellea* является, по-видимому, сборным и объединяет несколько близкородственных и внешне похожих видов. Гриб распространен повсюду в зоне умеренного климата.

Другим широко распространенным корневым патогеном древесных растений является *Fomitopsis annosa* , поражающий хвойные деревья в Северном полушарии. Мицелий гриба и его плодовые тела развиваются на корнях ели, пихты, сосны, иногда кедра. Реже гриб обнаруживается на лиственных породах буке, ольхе, березе. За своеобразную форму плодовых тел возбудитель получил название "корневой губки". Поражаются как молодые, так и взрослые деревья. Помимо корней, *F. annosa* проникает также в сердцевину стволов. Наибольший вред гриб приносит в питомниках и молодых посадках сосны, ели и других производителей ценной древесины (Словарь-

справочник фитопатолога, 1967; Garrett , 1970).

Кроме названных корневых паразитов древесных растений можно упомянуть еще виды грибов из сем. Corticiaceae , широко распространенные во всех почвенно-климатических зонах, некоторые, агари-ковые грибы и др.

УВЯДАНИЯ РАСТЕНИЙ

Основной признак этого заболевания - пониклость растений, хлороз, отмирание и скручивание листьев. Поэтому другое название таких поражений - вилты (от английского wilt - закручивать). Основные возбудители этих заболеваний - грибы из родов *Fusarium*, *Verticillium* , повсеместно распространенные во всех почвенно-климатических зонах. Грибы проникают в растения из почвы и разрастаются в тканях корней и стеблей. Разрастание мицелия происходит в основном по проводящим тканям, в результате чего происходит их закупорка и разрушение. Вследствие этого нарушается обмен веществ растений и появляются симптомы увядания.

Данные возбудители вызывают системное поражение растений - всех их органов. Происходит это благодаря образованию мицелием почкующихся бластоспор. Последние с током питательных веществ разносятся по всему растению, вызывая новые очаги поражения.

БОЛЕЗНИ, СВЯЗАННЫЕ С ГИПЕРТРОФИЕЙ ТКАНЕЙ

В случае этих болезней инфекция приводит к интенсивному делению и (или) к резкому увеличению размеров (объема) клеток, растения-хозяина, в результате чего формируются галлы, опухоли, ненормально разросшиеся участки тканей [Тарр, 1975]. Болезнь поражает главным образом подземные органы растений: корни, клубни и пр. Разросшиеся ткани со временем некротизируются и распадаются, освобождая в почву споры возбудителя.

Возбудителями заболеваний этого типа являются облигатные паразиты, относящиеся к миксомицетам класс *Plasmodiophomycetes*: виды из родов *Plasmodiophora*, *Spongospora*, и зооспоровым грибам класс *Chytridiomycetes*: представители родов *Synchytrium*, *Olpidium* .

Источником инфекции этих болезней является почва. Споры возбудителя способны выживать в течение многих лет.

Кила крестоцветных вызывается миксомицетом *Plasmodiophora*

brassicae Woron , паразитирующим на многих представителях этого семейства. Паразит развивается в тканях живых клеток корней в виде амeboидных образований, которые затем сливаются и образуют плазмодий, находящиеся в гипертрофированных клетках. Ткани корня сильно разрастаются, образуя опухолевидные наросты. Масса корней сильно увеличивается в 10-40 раз по сравнению с биомассой здоровых растений. Пораженные корни плохо функционируют, питание надземной части растений нарушается. Растения хлоротичны, нередко увядают. Споры паразита освобождаются в почву после разрушения галлов.

Рак картофеля относится к числу особоопасных карантинных болезней. Возбудитель его - *Synchytrium endobioticum* Pers , поражает все органы растений, но чаще клубни и столоны. Корни обычно не страдают. Образование опухолей чаще всего начинается с глазков клубней, затем переходит на последние. Пораженные участки разрастаются, потом чернеют и разрушаются. В течение лета грибок образует летние цисты и может давать несколько генераций. Осенью образуются покоящиеся цисты, покрытые толстой оболочкой и способные сохраняться в почве до 20 и более лет. Потери урожая превышают 40-60%. В настоящее время известно семь физиологических рас *S. endobioticum* (Сизова, 1976).

"МИНОРНЫЕ" ПОЧВООБИТАЮЩИЕ ФИТОПАТОГЕННЫЕ ГРИБЫ

Кроме упомянутых выше почвенных фитопатогенных грибов, вызывающих специфические поражения корней, следует отметить и такие виды, которые представляют потенциальную опасность для растений или создают общий фитопатологический фон развития болезни. Дать четкое определение этой группе почвообитающих микромицетов довольно трудно. Не до конца выяснен и видовой состав таких грибов. Сюда могут относиться как виды, обладающие очень высокой сапротрофной активностью - факультативные паразиты, так и облигатные паразиты, развивающиеся лишь на живых растениях-хозяевах.

Общим для этих грибов является следующее: 1) широкое распространение в почвах; 2) обычно обширный круг питающих растений; 3) небольшая вредоносность, потери урожая от них бывают столь малы, что практически не улавливаются фитопатологами; 4) нападению подвергаются лишь молодые ткани хозяев - корневые волоски; 5) визуально симптомы поражения нередко отсутствуют или очень незначительны; 6) обычно такие патогены встречаются в смешанных инфекциях.

В научной литературе эти микромицеты получили название "минорных" патогенов, так как вредоносность их невелика и вызываемые ими поражения безопасны для растений. Экономического значения эти болезни не имеют и борьба с ними не проводится [Salt, 1979]. К "минорным" патогенам можно отнести виды из таких родов грибов, как *Calonectria*, *Cylindrocarpus*, *Polyporus*, *Hendersonia*, *Lagenoscytis*, *Nigrospora*, *Acremonium*, *Olpidium* и др. Обнаружить их в корнях можно лишь с помощью микроскопии и специальных методов фитопатологии (выделение на селективных средах, использование параморфогенов (веществ, тормозящих рост грибов). Сама болезнь носит скорее характер бессимптомного носительства патогена растением, чем активного патологического процесса [Понамарева, Элбакян, 1977; Schippers, Gams, 1979].

Однако в определенных условиях такие "минорные" патогены могут негативно влиять на развитие растений: резко усилить действие других первичных корневых паразитов, либо самостоятельно вызывать тяжелые поражения корней, особенно у проростков. Например, гриб *Gloeosporium bollegi* является причиной загнивания семян и гибели проростков, повреждает корни, узлы кущения и основания стеблей хлебных злаков. Определенная степень патогенности была выявлена и у ряда видов *Rhizium* [Понамарева, Элбакян, 1977].

Поэтому игнорировать роль этих патогенов в жизни растений, микроорганизмов и почвы в целом было бы неверно. Роль их в биоценозах пока остается неясной и необходимы специальные исследования их биологических и экологических особенностей.

КОРНЕВЫЕ БОЛЕЗНИ В УСЛОВИЯХ ТЕПЛИЦ

Теплицы и закрытые грунты занимают важное место в системе агротехнических комплексов и современного земледелия в целом. В будущем их значение еще более возрастет и они, возможно, станут основным способом выращивания растений в условиях Севера и в районах с обедненными почвами и неустойчивым климатом.

В настоящее время тепличные и оранжерейные комплексы широко применяются в СССР и многих странах мира для культивирования овощных и декоративных культур, а также для научных целей в исследовательских учреждениях, ботанических садах и т.д.

Основные отличия и преимущество теплиц по сравнению с полевым земледелием состоят в возможности создания и поддержания на определенном заданном уровне, благоприятном для растений, важнейших

параметров среды: температуры, интенсивности и спектра освещения, длины светового дня, влажности почвы и воздуха, количества и химического состава субстрата (почвы, компостов, гидропоники). Все это открывает новые перспективы в земледелии, а именно – возможности создания непрерывного (круглосуточного) промышленного производства растительной продукции, независимого от климата и времени года.

С экологической точки зрения теплицы можно рассматривать как автономные экосистемы с программируемым климатом, видовым составом растений и их продуктивностью. Как все искусственные экосистемы они не являются самовозобновляемыми и саморегулирующимися и для их поддержания необходимы большие затраты труда и капиталовложений. Сильное нарушение экологического равновесия в теплицах приводит к массовым заболеваниям растений и большим потерям урожая.

Одним из существенных экологических просчетов является термообработка парниковых почв и приготовляемых почвенных смесей перед высадкой в них растений. Такая обработка приводит к частичной стерилизации почв и существенному уменьшению пропативных структур сапротрофных микроорганизмов. Поэтому, если с растительным материалом, высаживаемым в пропаренные почвы, попадают диаспоры фитопатогенных организмов, то они получают возможность развиваться некоторое время практически без конкуренции с сапротрофами, инфицируя растения и создавая высокий инфекционный фон в почвах и грунтах.

К такому же эффекту нередко приводит и стерилизация почв химическими веществами – пестицидами, которые губительны не только для фитопатогенов, но и для сапротрофов. Так как многие пестициды являются мутагенами, то возможно появление устойчивых форм возбудителей к длительно используемым веществам.

При ослабленной конкуренции с сапротрофами эти виды получают преимущество в условиях тепличных комплексов и быстро заражают растения. Даже если через некоторое время в почвах, подвергнутых термической или химической обработке, в массе разовьются сапротрофные бактерии и грибы, их влияние на фитопатогенов, успевших проникнуть в ткани растений, будет незначительным. В этом случае срабатывает "эффект укрытия", когда само растение защищает проникшего в него паразита от конкурентов и антагонистов. Поэтому, необходимо предусматривать мероприятия по внесению в простерилизованные почвы сапротрофных микроорганизмов и антагонистов к основным возбудителям болезней растений, либо отказаться от стерилизации

почвы вообще, проводя ее лишь в исключительных случаях, когда без нее невозможно дальнейшее выращивание растений.

В принципе необходимы исследования по подбору активных культур сапротрофов-антагонистов, которые можно было бы вносить в почвы парников и теплиц, особенно после их стерилизации. Поиск их следует проводить среди широко распространенных почвообитающих микроорганизмов, таких как бактерии, особенно спорообразующие, актиномицеты, многие грибы — виды из родов *Trichoderma*, *Penicillium*.

В настоящее время известны случаи положительного применения в тепличных хозяйствах триходермина и некоторых других препаратов. Следует иметь в виду, что теплицы являются удобным местом для применения биологических средств защиты растений на практике. Этому способствуют особенности теплиц как экосистем, в которых мы можем поддерживать благоприятные для развития микроорганизмов-антагонистов условия.

Из фитопатогенных микроорганизмов, которые развиваются в теплицах, можно назвать практически всех паразитов, характерных для выращиваемой культуры и в полевых условиях. Однако в парниках, в стабильных условиях, их развитие происходит значительно активнее, чем в природе, нередко приводя к 70-100% поражению растений.

В почвах теплиц в массе накапливаются такие опасные корневые патогены, как виды *Fusarium*, *Rhizium*, *Rhizoctonia*, кортициевые грибы и др. Условия, благоприятные для растений, оказываются в высшей степени благоприятны и для их паразитов. Положение усугубляется еще и тем, что в парниковых почвах нередко обнаруживаются нематоды, клещи, тли и другие вредители, способствующие быстрому переносу спор фитопатогенов от одного растения к другому и облегчающих инфицирование. Все это приводит к тому, что корневые гнили и увядания растений стали обычным явлением в теплицах и отмечаются на всех культивируемых в них видах растений.

В теплицах стали массовыми не только корневые, но и листовые болезни растений. Необходимо отметить широкое распространение серых гнилей (*Botrytis cinerea*), ржавчины, мучнистой росы, альтернариозов и ряда других заболеваний. Поэтому необходимы специальные исследования по выявлению их развития в условиях теплиц и парников и по выработке эффективных мер защиты растений от этих возбудителей, в том числе биологических.

В настоящее время для защиты растений от болезней в теплицах, наиболее широко используются химические способы. Эффективность

этих мер различна, но в целом она, по-видимому, выше и надежнее, чем при биометодe. Хорошо себя показали такие препараты пестицидов, как каликсин, морестан, плондрел, топсин, каптан [Салмакова, 1982].

Следует также активно проводить дезинфекцию семян, выбраковку больных растений, применять подкормки растений, соблюдая нормы внесения удобрений, подбирать сравнительно устойчивые сорта.

Г Л А В А П НЕИНФЕКЦИОННЫЕ ПОРАЖЕНИЯ КОРНЕЙ В ПОЧВЕ

Причиной болезней и даже гибели растений бывают не только фитопатогенные организмы, но и накопление в почве токсических продуктов жизнедеятельности как микрофлоры, так и самих растений, а также многие факторы неживой природы. Такие поражения растений, происходящие без участия возбудителей - грибов, бактерий, вирусов, простейших и пр., получили название непаразитарных (неинфекционных).

Их развитие определяется условиями внешней среды и в первую очередь особенностями почвы. При устранении повреждающего фактора заболевания растений не наблюдается. Хотя микроорганизмы в этих случаях не участвуют в исходном поражении корней растений, вторичные повреждения ими ослабленных растений-хозяев возможны. Во многих случаях они маскируют исходную причину болезни и могут способствовать неправильному выбору средств защиты, направленному на подавление вторичного паразита, а не на устранение первичного непаразитарного фактора. В связи с этим эффективность такого приема защиты будет низка .

Ниже будут кратко рассмотрены некоторые непаразитарные болезни растений. Подробно с ними можно ознакомиться в монографиях Э.Стекмана и Д.Харрара (1959), С.Тарра (1975), С.Гарретта [Garrett , 1970], Б.Шипперса и В.Гамса [Schippers, Gams , 1979].

УТОМЛЕНИЕ И ТОКСИКОЗЫ ПОЧВЫ

Эти явления давно известны в практике сельского хозяйства. Однако многие из причин этого явления не раскрыты, отсутствуют пока и надежные средства их устранения. Проявляются они в угнетении роста и развития высших растений, в депрессивном действии

на биопродуктивность последних.

Внешний вид растений по симптомам проявления нередко напоминает таковой при корневых гнилях и увяданиях, вызываемых почвенными патогенами: хлоротичность листьев и их краевое усыхание, локальные некрозы вегетирующих органов. Инфекционное поражение корней при этом отсутствует. Такое явление получило название утомления или токсикозов почв [Красильников, 1958].

В широком смысле утомления почв обусловлены многими и разнообразными причинами: 1) истощением минеральных элементов питания при многолетнем возделывании растений; 2) накоплением в почве токсических выделений самих растений или их предшественников по севообороту; 3) накоплением в почве фитотоксических метаболитов, образуемых микроорганизмами; 4) накоплением болезнетворных микроорганизмов, вызывающих инфекционные поражения растений (см. главу I).

Токсикозы почв в строгом смысле являются следствием только второй и третьей причин. Поэтому целесообразно разделять понятия "утомление" и "токсикоз" почв, понимая под первым - истощения плодородия вследствие нехватки питательных веществ для растений, а под вторым - наличие в почве каких-либо фитотоксических веществ, повреждающих корни. Хотя оба явления в природе часто сопутствуют друг друга и не всегда между ними можно провести четкую грань, тем не менее, токсикозы почв можно наблюдать на хорошо удобренных полях, где растения не должны испытывать дефицита питательных веществ.

Истощение элементов питания в почве

Эти явления редки в ненарушенных биоценозах, где в течение длительного времени складываются сбалансированные действия между разными группами организмов и экотопом. В процессе биологических круговоротов веществ элементы минерального питания (ЭМП), извлекаемые растениями из почвы, снова возвращаются в нее через существующие цепи питания - консументов и редуцентов. Таким образом возникает динамическое равновесие основных ЭМП в природных экосистемах.

В агроценозах происходит постоянный вынос ЭМП из почвы вместе с урожаем растений. Если его не восполнять искусственным внесением удобрений или с помощью севооборотов, то со временем в почве возникает острый дефицит таких ЭМП и они начинают лимитировать рост растений. Вместе с другими факторами среды нехватка ЭМП становится серьезной причиной непаразитарного увядания рас-

тений, приводит к возникновению "корневой конкуренции" за ЭМП и другим неблагоприятным последствиям [Работнов, 1978].

В целом вынос ЭМП с урожаем является теоретическим обоснованием необходимости научнообоснованных систем земледелия с продуманным плодосменом в севооборотах и мероприятиями по улучшению плодородия почв.

Накопление в почвах токсических выделений растений

Растения в природе оказывают влияние друг на друга с помощью корневых или других выделений. С ними связаны многие случаи почвоутомления и токсикозов почв. Это явление хорошо известно ботаникам, агрономам, экологам. Оно получило название аллелопатических или аллелохимических взаимодействий растений. Заключаются эти взаимодействия в том, что химические вещества, не являющиеся источниками питания, выделяемые одним видом растения во внешнюю среду, оказывают влияние на развитие или активность других видов или самого продуцента. По химической природе эти вещества очень различны: углекислоты, этилен, терпены, органические кислоты, ацетилен, пептиды, алкалоиды, нуклеотиды, аминокислоты, хиноны и многие другие [Райс, 1978].

Попадать в почву эти вещества могут следующими путями: 1) с корневыми выделениями; 2) с поверхности листьев и стеблей, стволов вместе с атмосферными осадками, включая продукты метаболизма микроорганизмов-филлопланов; 3) с материалами, вымываемыми из разлагающегося опада лесных почв и из пожнивных остатков. Сюда же следует добавить и продукты метаболизма сапротрофных микроорганизмов, обитающих в ризосфере или использующих растительный опад [Работнов, 1978].

Действие таких соединений может быть прямым на тот или другой вид растения или опосредованным - путем изменения активности других видов растений и микроорганизмов, находящихся в данном местобитании. При многолетнем выращивании растений на одних и тех же полях (монокультура) возможно возникновение автоингибирования, или автотоксикозов растений из-за накопления в почве метаболитов, вредных для самого продуцента.

Очень чувствительны к многолетнему выращиванию на одном месте некоторые хлебные злаки, например - пшеница. Корневые выделения этого растения токсичны не только для него самого, но также и для ряда других культур - льна, овса и др. При этом наиболее вы-

сокая чувствительность к корневым выделениям установлена у семян и проростков растений [Красильников, 1958; Райс, 1978]. По-видимому, здесь проявляются механизмы авторегуляции популяций растений в биоценозах – корневые и другие выделения растений сдерживают прорастание собственных семян, а иногда и семян других видов. Биологический смысл этого явления – не допустить перенаселения конкретных местообитаний особями одного и того же вида, а также и конкурентов, предотвратить массовое прорастание и возможную гибель из-за дефицита питательных веществ и жизненного пространства у семян. Таким образом, в популяциях растений поддерживается динамическое равновесие между активной и покоящейся частями популяции.

На практике с существованием таких механизмов авторегуляции плотности популяции необходимо считаться при выборе норм высева семян, особенно в условиях монокультуры, и при разработке систем севооборотов.

В некоторых случаях с аллелохимическими явлениями связано отрицательное действие сорняков на культурные растения: помимо конкуренции за источниками питания, свет и воду, сорняки могут выделять химические вещества, тормозящие рост основной культуры [Райс, 1978].

Вот почему при неправильно рассчитанных севооборотах можно столкнуться с явлением ингибирования роста растений после некоторых предшественников и особенно после монокультуры или выращивания близкородственных видов растений.

Токсикозы почв, вызываемые микроорганизмами

Биологическая и аллелохимическая деятельность микроорганизмов является наиболее частой и распространенной причиной токсикозов почв. Их причины и условия появления подробно изучались многими исследователями как у нас в стране, так и за рубежом (об истории этого вопроса см. Красильников, 1958, с. 392–418; Райс, 1978, с. 14–31). В СССР наиболее крупные работы выполнены Т.Г. Мирчинк (1976, с. 183–193), О.А. Берестецким (1969, 1982) и др.

Показано, что многие микроорганизмы, обитающие в почвах, способны в определенных условиях образовывать и выделять в среду токсические метаболиты. Среди бактерий активными токсинообразователями являются виды *Pseudomonas* (*Ps. putrescens*, *Ps. syringae*, *Ps. fluorescens* др.), *Bacillus* (*Bac. subtilis*, *Bac. mesentericus*, *Bac. brevis*), *Clostridium* и др. Сильные токсино- и антибиотикообра-

зователи известны у актиномицетов (многочисленные виды *Actinomyces*, *Streptomyces*, *Mycobacterium*).

Химическая природа бактериальных и актиномицетных антибиотиков различна. Среди них есть циклопептиды (например, грамицидины), токсические аминокислоты (ризобитоксин у ряда штаммов *Rhizobium*), полициклические соединения (тетрациклины, стрептомицины) и мн. др. [Мишустин, Емцев, 1978; Егоров, 1979].

Многие токсикозы почв связаны с массовым развитием грибов, особенно представителей родов *Penicillium* (*P. cyclosporum*, *P. lapidosum*, *P. citrinum*, *P. patulum*, *P. nigricans*, *P. rubrum* и многих других), *Fusarium* (*F. sporotrichiella*, *F. moniliforme*, *F. oxysporum* и др.), *Trichoderma* (*T. viride*, *T. harzianum*, *T. koningii* и др.), *Aspergillus* (*A. terrestris*, *A. clavatus* и др.), *Alternaria* (*A. alternata* и др.), *Cladosporium* (*C. cladosporioides* и др.), *Acremonium*, *Verticillium*, *Corticium*, *Phytophthora* и многих других.

Как было показано многочисленными исследованиями, почвенные сапротрофные и фитопатогенные грибы могут образовывать токсические соединения. Некоторые примеры этих веществ и краткая характеристика их действия представлены в таблице 2.

Попадая в растения через корневую систему, токсины вызывают у них различные нарушения функций, а иногда и гибель. Наиболее чувствительны к грибным и бактериальным токсинам семена и проростки растений, поэтому на практике часто используют именно этот тест, когда надо определить фитотоксичность почв или отдельных культур микроорганизмов [Билай, 1972, 1979].

Токсикозы нередко возникают после различных обработок почв: вспашки, внесения минеральных и, особенно, органических удобрений, мульчирования. Попадание в почву органических веществ, являющихся источником питания для сапротрофной микрофлоры и некоторых факультативных паразитов, стимулирует массовое развитие этих микроорганизмов. Поскольку в процессе роста последние выделяют токсины и антибиотики, то и возникают токсикозы почв.

Поэтому после проведения мульчирования почв, внесения в них сидератов, органо-минеральных компостов или навоза, целесообразно проводить микробиологический анализ образцов почвы, взятых с удобренных полей и определять их фитотоксичность. Если анализы покажут большое количество грибов-токсинообразователей и выявят высокую степень фитотоксичности почв, то следует на некоторое время задержать высеивание семян на таких полях, чтобы предотвратить

Основные токсины, образуемые сапрофитными грибами, их участие в токсикозах почв и распространение

Грибы продуценты	Токсины и их природа	Действие на растения и др. организмы	Распространение в почвах	Источник информации
I	2	3	4	5
<i>Alternaria alternata</i> Nees	альтернариол (моно- метиловый эфир), тентотоксин	токсикозное увядание растений, действие не специфично, выявлена антимикробная активность	широко распространен в лесных подстилках и на пожнивных ос- татках, а также на сидератах	Мирчинк, 1975
<i>A. solani</i> Sor.	альтернариевая кислота	—	возможно на пожнив- ных остатках	—
<i>Aspergillus flavus</i> DB et Woron.	афлатоксины: B ₁ , B ₂ , G ₁ , G ₂ , C ₁₇ H ₁₂ O ₆ , C ₁₇ H ₁₄ O ₆ C ₁₇ H ₁₂ O ₇ , C ₁₇ H ₁₄ O ₆	на растения оказывает слабое влияние, силь- ное влияние на живот- ных	на растительных ос- татках, главным обра- зом в южных районах. Представляет потен- циальную угрозу при применении удобрений на пастбищах, встре- чаются в кормах	Билай, Подопличко, 1970
<i>A. terreus</i> Thom.	цитринин, террецин, терриевая к-та	слабо токсичен для растений и животных	часто в почвах и на растительных остат- ках	Билай, Подопличко, 1970
<i>A. versicolor</i> (Vuill.) Tir- boschi	стеригматоцестин, охратоксин	токсичны для растений и животных (нарушение функции печени)	часто в почвах и на растительных остат- ках, главным образом в южных районах	—

I	2	3	4	5
<i>A. clavatus</i> Desm.	патулин	токсичен для растений и животных, обладает антибиотическим действием	часто в почвах и на растительных остатках	Билай, Пидопличко, 1970; Мирчинк, 1975
<i>Botrytis sorokiniana</i> Sacc.	гельминтоспорал, лонгифолен и др. (сесквитерпены)	нарушение проницаемости мембран, увядание растений, широкий антимикробный спектр	на отмерших частях растений и пожнивных остатках, часто встречается в почвах	Великанов, 1978; Щекочирина, 1976; Pringle, Sheffer, 1974
<i>Fusarium sporotrichiella</i> Bilal	спорофузариогенин	токсикозы растений и животных	часто в почве и на растительных остатках	Билай, Пидопличко, 1970; Мирчинк, 1975; Корпіненетал, 1972
<i>F. rosea</i> (Peck.) Wr.	токсин Т-2 3-гидрокси-4,15-диазетокси-8-изовалерокси-12,13-эпоксид-трихотецин	токсическое увядание растений, токсикозы животных (крупный рогатый скот, цыплята)	очень часто в почве, на опаде и пожнивных остатках	Корпіненетал, 1972; Konsonisetal, 1975
<i>F. graminearum</i> Schwabe	зеараленон	токсичен для многих растений и для животных	на растительных остатках, в почве, очень широкое распространение	Билай, Пидопличко, 1970; Билай, 1979

I	2	3	4	5
<i>F. oxysporum</i> Schlecht	фузариевая к-та	токсична для многих растений, нарушает проницаемость мембран и энергетический обмен растений, обладает фунгистатическим действием	на растительных остатках очень широко	Pringle, Sheffer, Yoder, 1980; Билай, 1979; Мирчинк, 1975.
<i>F. moniliforme</i> Sheld.	--	--	--	Билай, 1979; Мирчинк, 1975.
<i>F. orthoceras</i> Appel et Woron	--	--	--	--
<i>Corticium saepe- leum</i> (Schrad ex Fr.) Fr.	кортальцерон (гидрат-гидрокси- 2,6-Н-пирон- карбокальдегид- 2- кортальцерон	токсичен для растений	на растительных остатках, в почвах	--
<i>Penicillium cyclo- pium</i> Westl.	патулин и др.	токсичен для растений и животных	почва, раститель- ные остатки, корма	Билай, Идодпличко, 1970; Мирчинк, 1976
<i>P. citrinum</i> Thom.	цитринин, патулин	токсичен для пророст- ков растений и семян, поражает печень у крыс	очень широко в почве и на расти- тельных остатках	Мирчинк, 1975; Wuett, 1977
<i>P. purpurenum</i> Stoll. <i>P. rubrum</i> Stoll.	рубратоксин --	токсичен для растений (горох, пшеница и пр.) инактивирует дыхатель- ные ферменты, токсичен для животных	широко в почвах и на растительных остатках	Билай, Идодпличко, 1970; Мирчинк, 1975

1	2	3	4	5
<i>P.urticae</i> Bain. <i>P.nigricans</i> (Bain.) Thom. <i>P.janthinellum</i> Bicourge	патулин -" -"	токсичен для растений и животных, обладает антибиотической актив- ностью	в почвах и на рас- тительных остатках	Мирчинк, 1976
<i>Trichoderma</i> <i>harzianum</i> Rifai, <i>T.viride</i> Pers. ex Fr., <i>T.koningii</i> Oudem.	глиотоксин, выридин и др. -" -"	малотоксичен для рас- тений, широкий анти- биотический спектр	повсеместно в поч- вах и на раститель- ных остатках	Беккер, 1963; Мирчинк, 1976 Garrett, 1970
<i>Trichothecium</i> <i>roseum</i> Link	трихотецин	слаботоксичен для растений, высокая антибиотическая активность	на растительных остатках, в кормах	Беккер, 1963; Билай, Пидопличко, 1970
<i>Gliocladium ro-</i> <i>seum</i> (Link) Thom.	глиотоксин	мало-токсичен для растений, широкая антибактериальная ак- тивность	встречается в поч- вах и на раститель- ных остатках	Беккер, 1963; Билай, Пидопличко, 1970

возможные потери урожая.

Токсикозы почв опасны и по другой причине — попадая и накапливаясь в растениях, токсины могут включаться в пищевые цепи и попадать в организмы животных и человека. Особенно часто это происходит при удобрении пастбищ. Наибольшую угрозу при этом представляют грибы из родов *Fusarium* (*F. sporotrichiella* и некоторые др.), *Aspergillus* и *Penicillium* (особенно *A. flavus* продуцент афлатоксина), виды, образующие патулин, рубратоксины, ократоксины и др. В практике известны случаи отравления скота в аналогичных ситуациях (так называемые пастбищные токсикозы) [Билай, Пидопличко, 1970; Kotsolis et al., 1975; Korpinen et al., 1972]. Токсины грибов извлекаются также из соломы и зеленых кормов, приготовленных из растений, выращенных на мульчированных или удобренных полях [Билай, Пидопличко, 1970; Мирчинк, 1975].

Многие токсины сапротрофных грибов и факультативных паразитов обладают широкой антибиотической активностью, вызывая подавление роста и развития ряда почвообитающих микроорганизмов. С этим отчасти связаны фунгистатические, бактериостатические, протистостатические и другие подобные явления в почве [Мирчинк, 1976; Великанов, Сидорова, 1977; Великанов, Сидорова, 1983].

Таким образом, токсинообразование у почвообитающих микроорганизмов и связанные с ним токсикозы почв можно рассматривать как важный и разносторонний механизм аллелохимических взаимодействий между популяциями разных видов в природных экосистемах, затрагивающий разные звенья автотрофных и гетеротрофных блоков организмов (растения, животных, микроорганизмов). В биоценозах такие биохимические связи популяций приводят к циклической смене определенных видов (сукцессии) и регуляции развития популяций в природе [Работнов, 1978; Райс, 1978; Уиттекер, 1980; Великанов, Сидорова, 1983]. Игнорирование объективных закономерностей этих процессов может привести к серьезным экологическим просчетам, следствием которых являются токсикозы окультуренных почв.

ПОВРЕЖДЕНИЯ КОРНЕЙ АБИОТИЧЕСКИМИ ФАКТОРАМИ СРЕДЫ

Причиной корневых болезней растений могут стать и факторы неживой природы. К их числу можно отнести особенности почвы (адафические факторы) и метеорологические условия (внезапные заморозки, переувлажнение, засухи и пр.). Например, неправильная обработка почвы может привести к резкому нарушению ее водно-воздушного ре-

жима, что неизбежно скажется на состоянии корней и растений в целом. Так переувлажнение почвы приводит к ухудшению дыхания корней (задыхание). При стойком застое влаги может произойти полегание и гибель растений. С этим необходимо считаться при поливном (богарном) земледелии. Избыток воды повреждает также и семена растений, они могут задохнуться и сгнить раньше, чем успеют прорасти. В целом семена более чувствительны к избыточному увлажнению, чем взрослые растения.

Из других неблагоприятных эдафических факторов можно назвать засоление почв, избыточное или недостаточное содержание некоторых элементов, особенно серы, цинка, меди, железа, т.е. микроэлементов, вызывающих либо химические токсикозы почв (при избытке) или ослабление роста (при недостатке).

Важным фактором нормального роста и развития растений является кислотность почвы, хотя действие ее скорее проявляется косвенным путем через изменение растворимости солей (особенно железа, марганца и др.) [Стекмен, Харрар, 1959].

Метеорологические условия оказывают непосредственное влияние на физиологическое состояние растений и их устойчивость к болезням. Наиболее опасными для растений бывают неожиданные и резкие колебания температуры, влажности (засухи, ливни), сильные ураганные ветры, суховеи, пыльные бури) и т.п. Они вызывают повреждение корней (при заморозках, переувлажнении), полегание и поломку стеблей и другие неблагоприятные последствия.

Защита растений от этих повреждений должна проводиться совместно со специалистами почвоведов и агрохимиками, на основании подробных химических анализов почвы. Необходимо также иметь долгосрочные метеорологические прогнозы для каждого района земледелия.

ПОВРЕЖДАЮЩЕЕ ДЕЙСТВИЕ АГРОТЕХНИЧЕСКИХ МЕРОПРИЯТИЙ

Корни растений могут повреждаться и во время проведения агротехнических мероприятий на полях. Кратко эти повреждения можно объединить в следующие группы: 1) механические поражения корней во время культивации; 2) химические ожоги корней растений в результате неправильного применения удобрений и ядохимикатов.

(Симптомы поражения растений в этих случаях могут быть похожи на инфекционные увядания); 3) неправильно рассчитанные дозы или неверно выбранные препараты для протравливания семян. Следствием этих мероприятий может быть гибель семян и загнивание проростков,

ослабленных химической обработкой.

Для предотвращения поражения растений от названных здесь факторов необходимо повышать квалификацию специалистов и технического персонала, занятых на выполнении данных работ и следить за тщательностью проведения последних.

ПОВРЕЖДАЮЩЕЕ ДЕЙСТВИЕ ПРОМЫШЛЕННЫХ ОТХОДОВ

Это сравнительно новый, но очень важный аспект экологии, почвоведения и фитопатологии, связанный с хозяйственной, в первую очередь промышленной, деятельностью человека в биосфере. В результате сжигания топлива (каменного угля, нефти, газа, горючих сланцев), производства металлов, работы транспорта и т.п. в атмосферу попадает огромное количество газов и пыли, содержащих сернистый ангидрид (SO_2), окислы азота, соединения галогенов (HCl , HF и др.), окислы углерода, альдегиды, этилен, соединения металлов (в том числе тяжелых — железа, свинца, ртути, радиоактивных элементов и др.). Вместе с осадками эти вещества попадают на растения, в почву и водоемы, вызывая их загрязнение. Все это оказывает сильное воздействие на растения и экосистемы в целом. Это влияние складывается на следующих аспектов: 1) промышленные отходы воздействуют на развитие растений и их устойчивость к болезням; 2) токсические вещества попадают и аккумулируются в почвах; 3) из почвы эти компоненты проникают и накапливаются в растениях; 4) при использовании растений в пищу токсические вещества попадают в организмы человека и животных.

Выбросы промышленных предприятий и прочие загрязнители вызывают гибель одних растений и животных и замену их другими. Так, в биоценозах возникают техногенные сукцессии [Дахов, 1975; Одум, 1975; Работнов, 1978].

Не менее серьезные последствия загрязнители вызывают в агроценозах, повреждая культивируемые растения. Симптомы таких повреждений различны [Тарр, 1976]: опадание листьев (вызывает этилен), побурение и некрозы листьев и стеблей (HF), побеление листьев и стеблей (NO_2), хлороз, гравировка и крапчатость листьев (озон), бронзовость листьев (пероксиацилнитраты), междужилковый хлороз (SO_2) и др.

Накапливаясь в почве, свинец, соединения серы, азота, фенолов и др. способны вызывать химические ожоги и некрозы корней. Возникают явления, которые можно назвать химическими токсикозами

почв, индуцированными промышленными отбросами. Обычно такие загрязнения локальны и расположены вблизи заводов, рудников и транспортных магистралей [Одум, 1975; Барбье, 1977; Гудериан, 1980). В конечном счете они приводят к серьезному нарушению плодородия и изъятию почв из сферы хозяйственного пользования. Однако более подробно эти явления не изучены.

Слабо еще изучено влияние промышленных загрязнений на почвообитающие микроорганизмы, хотя такие работы уже начаты [Лагаускас, 1982; и др.].

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Биотические и абиотические факторы среды способны влиять на многие свойства почвы, в первую очередь на ее биологическую активность и плодородие. Следствием этого могут быть неинфекционные поражения растений, вызванные как нарушением функций корней (из-за механических повреждений, ожогов, нарушений водно-воздушного режима), так и заболеванием растений в целом (поражение токсинами, промышленными отходами и пр.). Для защиты растений от этих поражений необходимы совместные усилия почвоведов, агрохимиков, микробиологов и фитопатологов.

Следует помнить, что эти повреждения открывают ворота для проникновения в корни возбудителей болезней.

Хозяйственная деятельность человека, включая все ее стороны: промышленное производство, интенсификацию сельского хозяйства (широкое использование удобрений, ядохимикатов, механическое разрушение почвы сельскохозяйственными машинами и т.п.) превратилось в глобальную силу, вызывающую в ряде случаев неблагоприятные последствия — разрушение почвы, загрязнение биосферы. Отдаленные последствия такой деятельности пока не изучены [Работнов, 1978; Гудериан, 1980; Великанов, Успенская, 1980; и др.].

Г Л А В А III

ЭКОЛОГИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ ВЗАИМОДЕЙСТВИЯ ПАРАЗИТА И ХОЗЯИНА И ВОЗНИКНОВЕНИЕ БОЛЕЗНЕЙ РАСТЕНИЙ

Взаимодействие грибов-фитопаразитов и их восприимчивых хозяев происходит в тесной связи с внешней средой и другими компонентами биогеоценозов. Поэтому болезни растений следует рассматривать как экологическую проблему, связанную с комплексом биотических и абиотических факторов и являющуюся следствием взаимодействия организмов в природе [Одум, 1975; Tarr, 1975; Zadoks, Schein , 1979].

Такой комплексный экологический подход к развитию болезней растений был наиболее четко сформулирован в работах Ван дер Планка (1972, 1977, 1980). Он выделяет "треугольник болезней", основными компонентами которого являются: растение-хозяин, фитопатогенный гриб и внешняя среда, куда отнесены почвы, населяющие их микроорганизмы, климатические факторы и т.п. Проблему возникновения и развития болезни следует рассматривать именно в таком единстве. Предлагаемая Ван дер Планком система взаимоотношений паразита и хозяина является частью общего биогеоценоза и складывающихся в нем биотических и абиотических связей, происходящих по принципу прямых и обратных связей. Схема Ван дер Планка является, конечно, очень упрощенной моделью эпифитотийного процесса, не отражающей всех объективных реальностей этой системы. Каждое звено "треугольника" неоднородно по своей сути. Оно включает разные стадии и циклы развития патогена и хозяина, роль которых в развитии патологического процесса и во взаимодействиях с почвами и микроорганизмами разнообразна. Например, старые корни растений, покрытые огрубевшими покровными тканями, менее восприимчивы к паразитам, чем молодые, активно метаболизирующие и менее защищенные участки корней [Tarr, 1976; Garrett , 1970]. Мицелий и репродуктивные органы грибов значительно более подвержены влиянию почвенных микроорганизмов или ядохимикатов, чем покоящиеся структуры. Заражение растений происходит проросшими спорами, а их прорастание нередко стимулируется корневыми выделениями и зависит от активности окружающих микроорганизмов. Жизнедеятельность почвенной микрофлоры, растений, фитопатогенных организмов непосредственно зависит от особенностей почвы, ее влажности, минерального состава, кислотности, обеспеченности элементами питания и

многих других условий.

Следовательно развитие болезни является функцией, зависящей от множества разнообразных параметров, меняющихся во времени и пространстве.

На основании модели Ван дер Планка можно составить более подробную схему развития болезни (рис. 3). Из приведенной схемы видно, что все входящие в нее компоненты являются непосредственными участниками патологического процесса, от которых в немалой степени зависят потери урожая растений. Конечно, эта схема тоже далеко не исчерпывает всех возникающих взаимодействий паразита, хозяина, окружающих организмов и биотопа, их значительно больше. Например, в особенности фитопатогена входят: образование спор, длительность их выживания, условия прорастания, возможности и условия заражения хозяина, развития внутри тканей последнего, способность к сапротрофному обитанию вне хозяина и конкуренции с сапротрофной микрофлорой почвы, адаптивные реакции паразита на действие ядохимикатов, удобрений, антагонистов, меняющуюся физиологию хозяина (при сортосмене), приспособления к климатическим факторам, почвенным условиям и многие другие особенности. То же можно сказать и о растении-хозяине, куда следует отнести специфику сорта, густоту и глубину посева, качество посевного материала, реакцию на внесение удобрений или пестицидов, на особенности почвы, климата, взаимодействия с микрофлорой и пр. Таким образом, каждый блок приведенной схемы состоит из множества слагающих компонентов, влияющих на дальнейшее развитие эпифитотии.

Поэтому проблема развития корневых болезней, вызываемых почвообитающими грибами, является комплексной и решать ее необходимо с учетом всех возможных связей и вероятных изменений. При изучении эпифитотий нельзя ограничиваться только рассмотрением реакций взаимовлияния паразита и хозяина, хотя это и наиболее важное звено процесса. Следует учитывать, что другие компоненты способны усиливать или ослаблять эти взаимодействия. Изучив все взаимосвязи и закономерности в развитии болезней, можно научиться прогнозировать их и даже управлять фитопатологическим процессом в целом, избегая тем самым значительных потерь урожая.

ПОНЯТИЕ О СОПРЯЖЕННОЙ ЭВОЛЮЦИИ У ГРИБОВ В БИОЦЕНОЗАХ

Эволюция организмов, населяющих нашу планету, происходит не в биологическом вакууме, а в тесном контакте с другими видами и

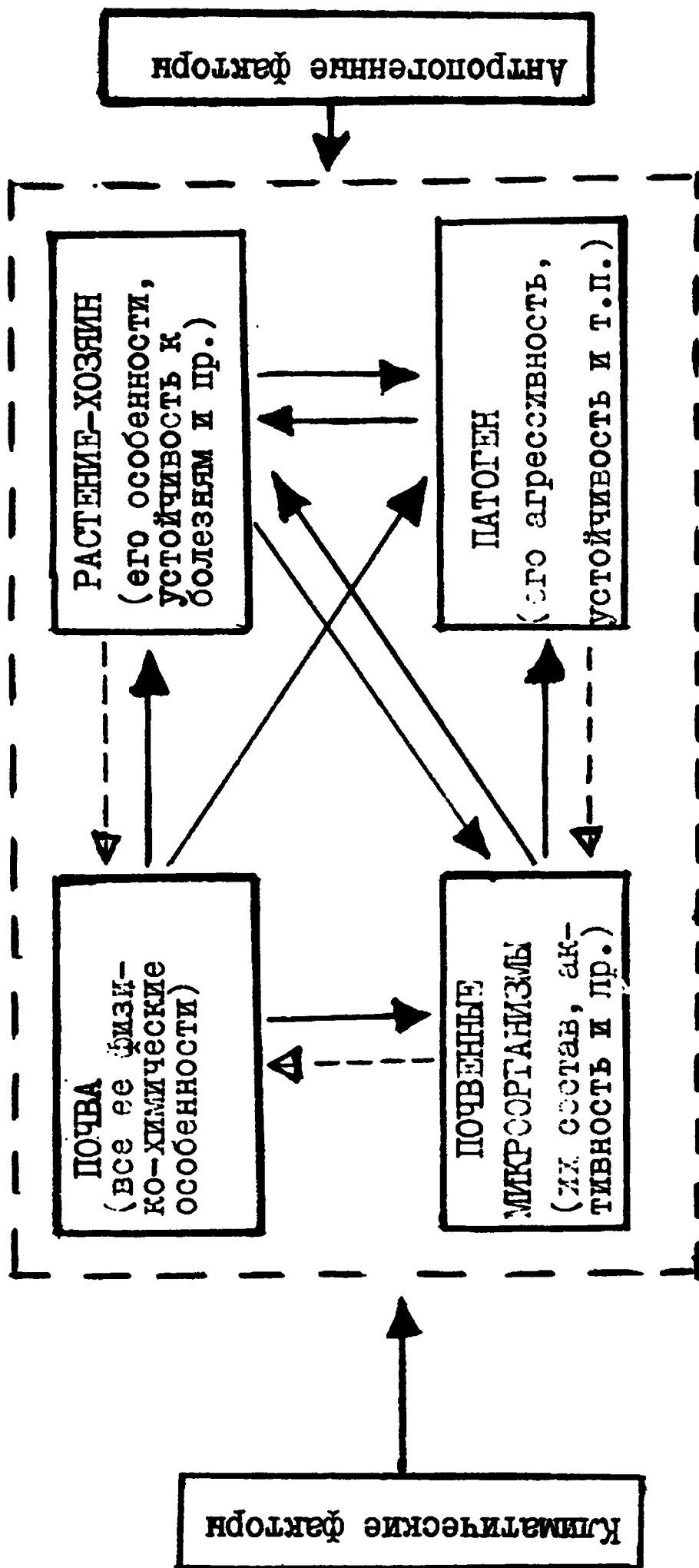


Рис. 3. Обобщенная схема взаимодействий фитопатогенных грибов и их растений-хозяев в экосистемах:

вместе с элементами неживой природы (экотопом), входящих в состав территории, занимаемой данным видом. Сохраняя индивидуальные, присущие только этому виду адаптивные свойства, популяции организмов реализуют их под влиянием многих других видов, с которыми им приходится взаимодействовать в природе. Такое совместное эволюционное развитие многих видов организмов вместе со средой их обитания носит название сопряженной эволюции.

Предпосылки для создания теории сопряженной эволюции были созданы трудами выдающегося советского ученого Н.И.Вавилова, а сама теория и этот термин были предложены академиком П.М.Жуковским. Сформулирована эта концепция была для определения закономерностей совместной эволюции и взаимной адаптации в природе паразитов и их хозяев. В дальнейшем она была расширена экологами для объяснения совместной эволюции организмов в более сложных экосистемах — биогеоценозах [Одум, 1975; Пианка, 1981].

Следствием сопряженной эволюции организмов в природе является формирование сбалансированных биогеоценозов, находящихся в состоянии гомеостаза.

Сопряженная эволюция это — особый тип эволюции сообщества в целом, заключающийся во взаимных селективных воздействиях друг на друга больших групп организмов, находящихся в тесной взаимосвязи. Например, эволюция отдельных видов растений вызывает соответствующие изменения в адаптациях других организмов, связанных с ними: животных, питающихся этими растениями, грибов-паразитов, развивающихся на них, сапротрофных микроорганизмов почвы, использующих корневые выделения этих растений и их остатки. Естественно, что и растения испытывают давление со стороны других организмов, осуществляемое по принципу прямых и обратных связей. Таким образом, изменение одного вида в биоценозе сопровождается изменениями других, связанных с ним видов и в конечном счете данной экосистемы в целом. От этих процессов, отчасти, зависит смена (сукцессия) сообществ в природе.

В процессе сопряженной эволюции организмы не только приспосабливаются друг к другу и к условиям окружающей среды, но и во многом преобразуют последнюю, подчиняя ее своим потребностям. Следствием таких преобразований является появление кислородсодержащей атмосферы на Земле, формирование почв в биогеоценозах, образование биосферы планеты в целом.

Таким образом, развитие отношений в системе "паразит-хозяин" развивается на фоне общих биологических взаимодействий организмов

в природе.

ВЗАИМОДЕЙСТВИЕ ОРГАНИЗМОВ В БИОЦЕНОЗАХ

Развитие популяций паразитов и хозяев происходит в биоценозах на фоне взаимодействий с другими видами организмов и различными абиотическими факторами среды. При отсутствии ограничивающих факторов отдельная популяция любых организмов могла бы развиваться нелимитированно во времени (рис. 4).

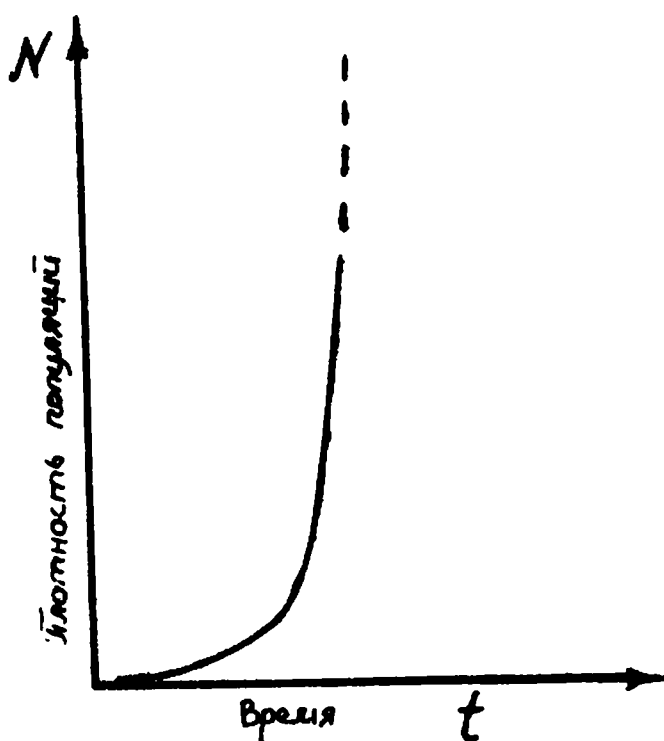


Рис. 4. График нелимитированного роста популяции любого вида

Такую зависимость можно записать следующим уравнением:

$$\frac{dN}{dt} = rN, \quad (1)$$

где N — плотность популяции; t — отрезок времени, в течение которого происходит рост популяции; r — скорость роста популяции.

Однако, нелимитированный рост организмов в биоценозах наблюдается редко. Рано или поздно их размножение начинает тормозиться другими организмами, истощением ресурсов, накоплением аутоингибиторов. Лимитированный рост отдельной популяции может быть выражен логистическим уравнением 2

$$\frac{dN}{dt} = rN \left(\frac{K - N}{K} \right), \quad (2)$$

где K — емкость среды, или предельно допустимая плотность по-

пуляций для данных условий среды; графически лимитированный популяции выражается S -образной кривой, изображенной на ри

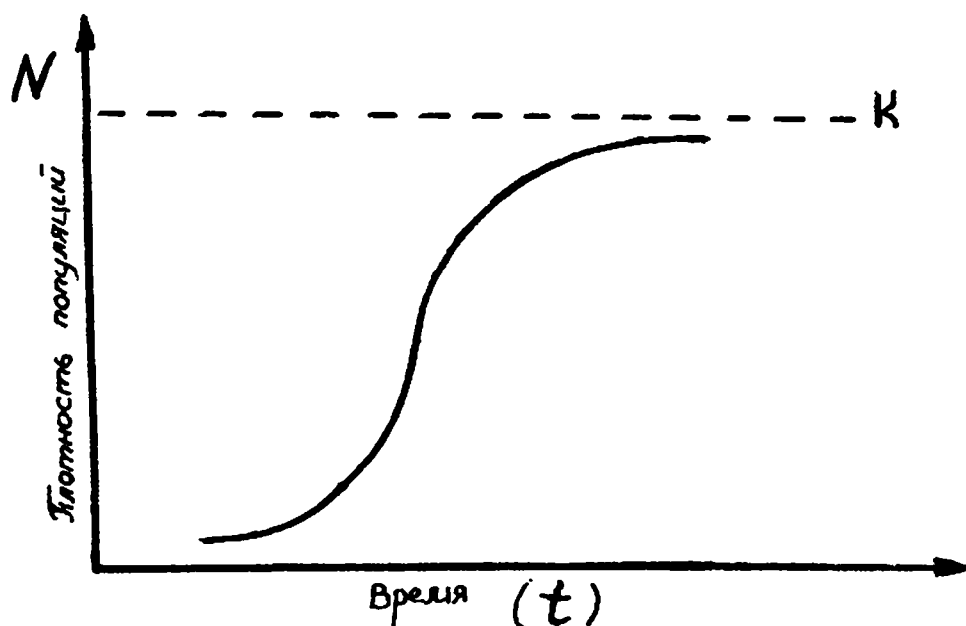


Рис. 5 График лимитированного роста одной популяции

Для определения плотности популяции через некоторый промежуток времени можно использовать следующие формулы:

для (1) $N_t = N_0 \cdot e^{rt}$ (3)

для (2) $N_t = \frac{K}{1 + \left[\frac{(K - N_0)}{N_0} \right] e^{-rt}}$, (4)

где N_t — плотность популяции через время t ; N_0 — исходная плотность популяции; e — натуральное число.

Однако, в природе одни организмы взаимодействуют с другими, в результате чего могут усиливаться, ослабляться или не затрагиваться активность и жизнедеятельность взаимодействующих видов.

В простейшем случае, если в контакт вступают популяции двух разных видов (А и В), можно выделить следующие основные типы взаимодействий: нейтрализм, конкуренция, аменсализм, паразитизм, хищничество, комменсализм, протокооперация и мутуализм [Burkholder, 1952; Одум, 1975]. Краткая их характеристика дана в табл. 3.

Схема иллюстрирует только самые общие типы взаимодействий, которые могут изменяться с возрастом особей и популяций контактирующих видов, зависеть от абиотических факторов и присутствия других видов и т.п. Таким образом, это лишь приближенное отражение реальных связей между видами, возникающими в природе.

Иногда в научной литературе можно встретить и другие названия (Егоров, 1979 и др.) типов взаимодействий: метабиоз (включает нейт

Основные типы взаимодействий популяций двух видов (А и В) в природе

Тип взаимодействия	Влияние популяции А и В друг на друга		Названия взаимодействующих популяций А и В		Характер действия популяций друг на друга	Основные формулы, описывающие взаимодействие
	2	3	4	5		
I					6	7
I НЕЙТРАЛИЗМ	0	0	независимые		Популяции не влияют друг на друга при взаимодействии	$\frac{dA}{dt} = r_1 A \left(\frac{K_a - A}{K_a} \right)$ $\frac{dB}{dt} = r_2 B \left(\frac{K_b - B}{K_b} \right)$
2 КОНКУРЕНЦИЯ	-	-	конкуренты		Взаимное подавление популяций обоих видов в борьбе за общий ресурс или источник питания	$\frac{dA}{dt} = r_1 A \left(\frac{K_a - A - \alpha B}{K_a} \right)$ $\frac{dB}{dt} = r_2 B \left(\frac{K_b - B - \beta A}{K_b} \right)$
3 АМЕНСАЛИЗМ	-	0	аменсаль	ингибитор	Одна популяция (В) угнетает другую (А), не испытывая отрицательного влияния от подавляемого вида, например, грибы-антагонисты и бактерии, чувствительные к ним	$\frac{dA}{dt} = r_1 A \left(1 - \frac{A}{K_a - \frac{A}{\alpha}} \right)$ $\frac{dB}{dt} = r_2 B \left(\frac{K_b - B}{K_b} \right)$

Продолжение табл. 3

I	2	3	4	5	6	7
4 ПАРАЗИТИЗМ	-	+	хозяин	паразит	Популяция паразита (В) выигрывает от взаимод-действия с хозяином (А); А и В обычно некое время сосуществуют. Хозяин проигрывает от действия паразита	$\frac{dA}{dt} = r_1 A \left(1 - \frac{A}{K_a - \alpha B}\right)$ $\frac{dB}{dt} = r_2 B \left(1 - \frac{B}{K_b + \beta A}\right)$
5 ХИЩНИЧЕСТВО	-	+	жертва	хищник	Популяция хищника (В) живет за счет жертвы (А), которую он убивает. Циклы развития А и В не обязательно сопряжены, например, хищные грибы и нематоды	То же, что и в предыдущем
6 КОММЕНСАЛИЗМ	+	0	коммен-сал	хозяин	Комменсал (А) выигрывает от взаимодействия с хозяином (В), последний не испытывает влияния комменсала. Например, грибы, развивающиеся на листьях растений	$\frac{dA}{dt} = r_1 A \left(1 - \frac{A}{K_a + \alpha B}\right)$ $\frac{dB}{dt} = r_2 B \left(1 - \frac{B}{K_b}\right)$

Продолжение табл. 3

I	2	3	4	5	6	7
7 ПРОТОКООПЕРАЦИЯ	+	+	партнеры		Выигрывают обе популяции от взаимодействия. Отношения партнеров случайны, не обязательны. Например, отношения микроорганизмов и корневой растений, грибов и дегенерирующих насекомых и др.	$\frac{dA}{dt} = r_1 A \left(1 - \frac{A}{K_A + \alpha B} \right)$ $\frac{dB}{dt} = r_2 B \left(1 - \frac{B}{K_B + \beta A} \right)$
8 МУТУАЛИЗМ	+	+	партнеры (симбионты)		Выигрывают оба вида, причем отношения их облигатны. Например, микоризы, лишайники и некоторые др.	То же, что и в предыдущем

Примечание. (-) - отрицательное действие; (+) - положительное действие; (0) - отсутствие влияния. В уравнениях: А и В - плотности популяций взаимодействующих видов; r_1 и r_2 - соответствующие скорости роста видов А и В; K_A и K_B - предельно допустимые плотности популяции видов А и В; α и β - коэффициенты степени воздействия видов А и В друг на друга при взаимодействии.

ральные отношения видов), антагонизм (термин очень широкий и по-разному трактуется в разных трудах; наиболее принятое понимание этого термина - отрицательные воздействия, осуществляемые с помощью биологически активных веществ, называемых также аллелохимическими соединениями - токсинами, антибиотиками, ферментами и пр. С антагонизмом очень тесно связано явление антибиозиса, т.е. образование антибиотиков, однако, правильное его рассматривать как одну из сторон антагонизма. Явления антагонизма включают по существу три типа взаимоотношений: $(-, 0)$, $(-, -)$ и $(-, +)$ в зависимости от характера воздействия одной популяции на другую и ответного влияния метаболитов последней на первого антагониста. Например, хорошо известный гриб-антагонист *Trichoderma viride* образует сильные антибиотики - токсины, подавляющие рост других грибов, в том числе и фитопатогенных. Однако, последние также выделяют биологически активные соединения, обладающие широким спектром действия, поэтому нередко можно наблюдать взаимное ингибирование колоний этих грибов [Великанов, 1978].

Биологический и экологический смысл образования аллелохимических веществ организмами велик [Красильников, 1958; Райс, 1978; Уиттекер, 1980; Гродзинский, 1963 и др.]. В первую очередь они выполняют роль ретардантов, отпугивающих другие виды, или токсинов, убивающих конкурентов. Таким образом, вид-продуцент способен защитить себя, свое жизненное пространство и источники питания от конкурентов. Это значительно повышает его шансы на выживание. Таковы функции основных токсинов и антибиотиков сапротрофных грибов - *Aspergillus*, *Penicillium*, *Fusarium*, *Trichoderma* и др. В ряде случаев аллелохимические соединения выполняют роль аттрактантов, привлекающих жертвы или благоприятных для какого-то вида организмы. Таковы, например, вещества типа немина, привлекающего нематод к местам роста хищных грибов (у видов *Arthrobotrys*), летучие пахучие вещества у ржавчинных грибов, привлекающие мух и других насекомых, которые переносят споры паразита с растения на растения и т.п. Аллелохимические соединения могут во многих случаях способствовать питанию грибов. Например, у фитопатогенных видов образуются токсины, регулирующие проницаемость клеточных мембран у хозяина, индуцирующие отток питательных веществ из тканей последнего. Такие функции имеют многие токсины: гельминтоспорал, викторин, фузариевая кислота, оффиоболины, кохлиоболины и другие, образуемые возбудителями корневых гнилей.

такого типа токсины известны и у симбионтов растений, например, у микоризообразующих базидиомицетов. Иногда аллелохимические вещества влияют не только на посторонние виды, но и на самого продуцента, регулируя плотность его популяций в биоценозе. В ряде случаев образуются соединения многофункционального назначения. Среди них можно назвать, например, терпеновые токсины (гельминтоспорал), образуемые *Virgularia sorokiniana* и обладающие широким антимикробным спектром, высокой фитотоксичностью и являющиеся регуляторами роста самого гриба [Великанов, Сидорова, 1983].

Для обозначения любых взаимно отрицательных (-, -) взаимодействий, осуществляемых любым способом (конкуренция за субстрат, антагонизм, непосредственная борьба - агрессия и т.п.) в экологии используется еще один термин - интерференция [Дако, 1975; Одум, 1975; Федоров, Гильманов, 1980]. Употребление этого термина оправдано, так как в чистом виде конкуренция (т.е. непосредственная борьба за субстрат или пространство) у грибов, по-видимому, редка. Но в почве возможны и конкурентные отношения в чистом виде: при заселении органических остатков, в узких капиллярах, где развивается два или несколько видов, расходующих один ресурс - воду или воздух.

Отношения типа паразит-хозяин или хищник-жертва также нередко рассматривают вместе как систему "жертва-эксплуататор" [Федоров, Гильманов, 1980]. У них много общего - популяция эксплуататора способна существовать за счет живой биомассы жертв. Но есть и существенные отличия этих систем. Хищник обычно умерщвляет свою жертву и использует для питания уже убитые ткани последней. Паразит, как правило, живет за счет живой ткани хозяина (биотрофно). Он не вызывает немедленной гибели жертвы, нередко паразит и хозяин существует совместно весь свой жизненный цикл - в течение полной вегетации растений или всей жизни животных. Поэтому паразиты, особенно внутриклеточные, каковыми являются грибы, кроме средств нападения на жертву должны обладать еще и устойчивостью к защитным механизмам хозяина (фенольным компонентам, ферментам и другим веществам). В процессе сопряженной эволюции жизненные циклы у паразитов оказываются значительно более тесно связаны с циклами развития жертвы, чем у хищников. У грибов наблюдается мимикрия белков и ферментов для того, чтобы не вызвать резкой ответной реакции у хозяина. Иногда у паразита и хозяина даже появляются сходные агглютинины [Тарр, 1976; Zadoks, Schein, 1979]. Фитопатогенные грибы имеют токсины, ослабляющие хозяина и облегчающие питание эксплуататору. Сапротрофы и хищники не имеют устойчивости к

защитным механизмам хозяина. Поэтому их существование внутри растений или животных невозможно. Даже если они попадают туда через раны или другим путем, то очень быстро погибают, не дав потомства.

Ю.Одум (1975) сформулировал два основных принципа паразитизма:

1. В биоценозах невозможно длительное существование сверхагрессивных рас паразитов, поскольку сверхагрессивные патогены вызывают быструю гибель хозяина, часто еще до того, как успеют дать потомство сами. Таким образом, происходит элиминация (удаление) генов сверхагрессивности из биоценоза.

2. В биоценозах невозможно длительное сохранение сверхчувствительности, приводящей к гибели хозяина. Быстро погибая, хозяин не успевает дать потомство. Следствием этого является элиминация генов летальной сверхчувствительности в популяциях питающих хозяев.

Выживают лишь паразиты и хозяева со средними и низкими значениями чувствительности и агрессивности. Вероятно, по этой причине, в природных экосистемах практически не происходит массовых губительных эпифатотий.

Явления паразитизма или хищничества графически могут быть изображены осциллирующими кривыми роста популяций жертвы и эксплуататора, причем, эти кривые имеют смещение по фазе относительно друг друга (рис. 6).

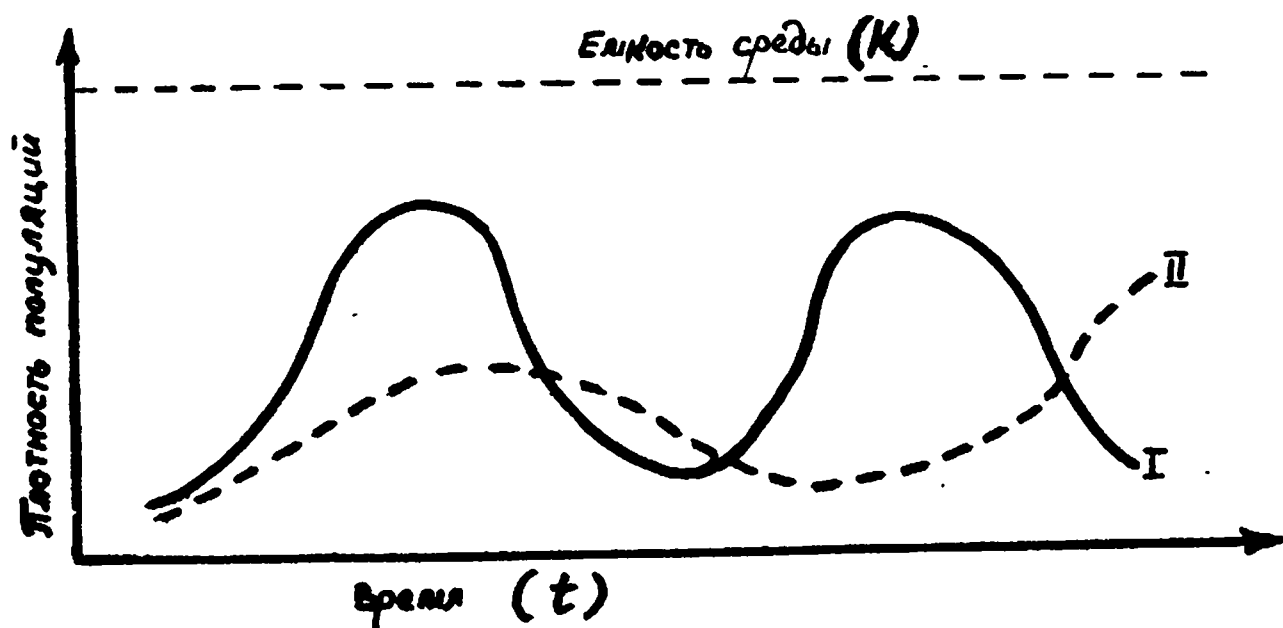


Рис. 6. Графическое изображение системы "жертва-эксплуататор" во времени:

I — кривая роста жертвы; II — кривая роста эксплуататора

Из рис. 6 видно, что увеличение популяции жертвы стимулирует рост популяции эксплуататора (хищника, паразита). Однако, чрезмерный рост численности последнего начинает лимитировать жертву. Создается ситуация, когда эксплуататор сильно снижает численность

жертвы. Плотность популяции жертвы падает настолько, что подрывает базу питания эксплуататора и плотность его популяций в свою очередь сохраняется. Уменьшение давления со стороны эксплуататора приводит к новому повышению численности жертвы и далее цикл повторяется.

Рис. 6 представляет некую идеальную ситуацию взаимодействия жертвы и эксплуататора. В действительности эта система может иметь и другие варианты:

- 1) полное истребление жертвы и переключение на другую жертву;
- 2) более или менее стабильный уровень популяции эксплуататора, паразитирующего сразу на нескольких хозяевах и имеющего сапротрофные стадии развития;

- 3) поддержание стабильных популяций жертвы путем массового образования покоящихся структур (например, спор);

- 4) уменьшение потерь жертвы от эксплуататора под действием других факторов (защита человеком, подкормки);

- 5) в почве для спасения жертвы от эксплуататора имеются еще большие возможности, благодаря наличию огромного количества специфических микророз на поверхности почвенных частиц, внутри почвенных капилляров и агрегатов, на поверхности и внутри растительных остатков, обеспечивающих многочисленные "убежища" для жертвы. Именно это и является одной из причин малой эффективности биологического метода борьбы с почвенными фитопатогенными грибами. Подробнее о развитии микроорганизмов в почвенных микроразонах см. в работах Д.Г.Звягинцева (1973) и Л.Л.Великанова и Д.Г.Успенской (1980).

Однако в целом развитие популяций жертвы и эксплуататора подчиняются указанным закономерностям, выведенным А.Лоткой (1925) и В.Вольтеррой (1926).

Положительные взаимодействия популяций в природе нередко называют обобщенным термином "симбиоз", включая в него коменсализм, протокооперацию и мутуализм. Биологический смысл этих отношений - взаимное усиление популяций общих видов в борьбе за существование путем расширения базы питания, совместная защита от врагов, повышение устойчивости к действию неблагоприятных факторов среды. Нередко подобное усиление позволяет симбионтам не только выживать в определенных условиях, но и поселяться в таких местообитаниях, которые недоступны этим организмам, порознь, например, колонизация скал и высокогорий лишайниками, состоящими из грибов и водо-

рослей. Таким образом, происходит расширение экологических ниш и географических ареалов симбионтов.

Существование отрицательных биотических связей (конкуренции, аменсализма, антагонизма, паразитизма и хищничества) является теоретическим обоснованием биологического метода защиты растений от вредящих им организмов и болезней (см. гл. IV).

Приведенные в этой главе закономерности также объясняют, почему с помощью биометода невозможно полное уничтожение паразитов, а происходит лишь частичное ограничение их численности и активности.

ОСНОВНЫЕ ЭКОЛОГО-ТРОФИЧЕСКИЕ ГРУППЫ У ГРИБОВ

В процессе сопряженной эволюции в биогеоценозах, происходящей на фоне конкуренции и естественного отбора, у грибов сложился ряд эколого-трофических групп, под которыми понимают совокупность разных видов грибов, обладающих сходным типом питания и набором используемых субстратов, топическим положением и связями с другими компонентами биоценозов.

По этим признакам все грибы можно условно разделить на четыре основных типа эколого-трофических групп (рис. 7): 1) сапротрофов, живущих за счет разложения остатков мертвых организмов; 2) некротрофов, вызывающих отмирание тканей хозяев с помощью токсинов или других веществ и/или использующих свежепогибшие ткани; 3) биотрофов, живущих за счет веществ живых организмов; 4) хищные грибы, отлавливающие с помощью специальных приспособлений мелких беспозвоночных и использующие их в качестве источника питания. Внутри этих типов можно выделить ряд специализированных эколого-трофических групп.

Так, у сапротрофов происходит специализация по некоторым типам субстратов, приводящая к появлению кератинофилов, использующих белки (кератины) животных, копрофилов, растущих на экскрементах животных; ксилофитов, разлагающих мертвую древесину; подстилочных сапротрофов, минерализующих вещества лесных подстилок; карбофилов, произрастающих на обугленных органических веществах в местах гарей, и другие группы.

Еще более сложные адаптации к субстратам существуют у биотрофов, которым приходится приспосабливаться не только к источникам питания, но и к защитным реакциям хозяина. Среди биотрофов можно выделить две основные группы: 1) паразитов растений и животных,

вызывающих болезни у своих хозяев; 2) симбиотрофов, вступающих с хозяевами в отношения типа мутуализма (формирование лишайников, микориз).

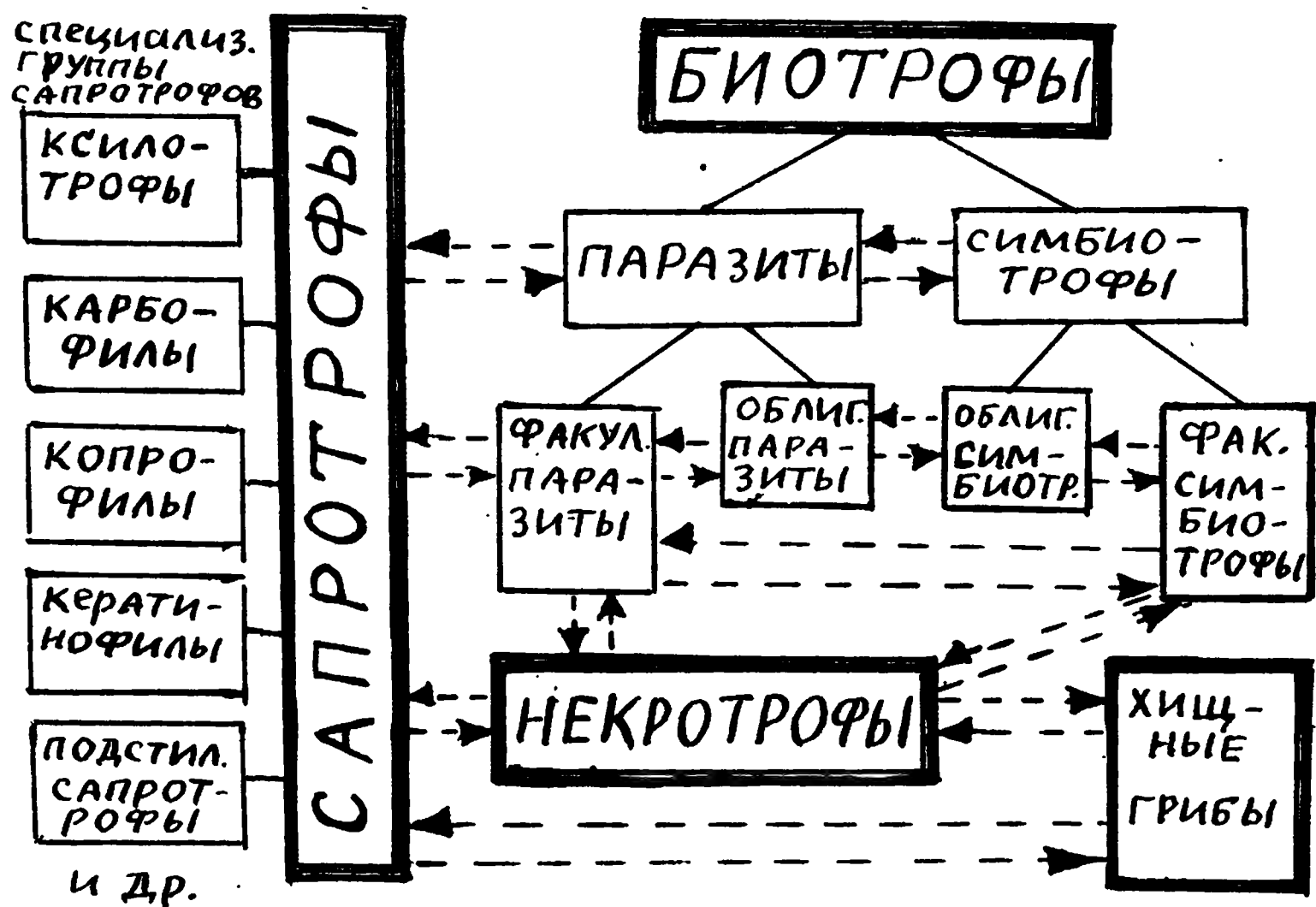


Рис 7. Основные эколого-трофические группы грибов и возможные их связи и взаимные переходы (обозначены пунктирными стрелочками)

Паразиты, симбиотрофы в свою очередь могут подразделяться на облигатных биотрофов, использующих только вещества живых хозяев (облигатные паразиты или симбиотрофы), и факультативные формы. Последние наряду с живыми тканями способны использовать также и остатки погибших хозяев, а иногда даже растительный опад и перегнойные вещества почвы. У факультативных паразитов имеются сапротрофные стадии развития, некоторые из них являются типичными почвообитающими грибами, выделяемыми из подстилок и минерально-гумусовых горизонтов почв. Это - виды *Fusarium*, *Pythium*, *Bipolaris*, *Alternaria*, *Rhizoctonia*, представители *Corticaceae* и др. Такие виды, вероятно, могут существовать в природе и как паразиты, и как сапротрофы, что следует учитывать при составлении севооборотов или разработке мероприятий по защите растений от болезней.

Следует отметить, что эколого-трофические группы не являются замкнутыми или стабильными по видовому составу. Многие грибы занимают промежуточное положение, выступая в одних условиях как типичные сапротрофы, в других - как паразиты, а в третьих - как симбионты растений или животных. Например, многие корневые паразиты (*Fusarium*, *Rhizoctonia*) иногда образуют микоризу со своими хозяевами. Напротив, в определенных условиях микоризные грибы могут выступать как паразиты растений. Убив хозяина, эти грибы часто развиваются далее как сапротрофы. К числу таких видов относятся *Armillariella mellea*, которая может быть и паразитом и сапротрофом, а по некоторым данным, и микоризообразователем у ряда растений [Singer, 1975]. Эндогонозные грибы, будучи микоризообразователями, также способны в неблагоприятных условиях вызвать болезни у своих питающих растений [Горленко, 1973; Тарр, 1976]. Активные сапротрофные стадии известны у *Bipolaris sorokiniana*, ряда видов *Fusarium* и других фитопатогенных грибов.

К сожалению, в большинстве случаев мы не знаем всего спектра трофических возможностей фитопатогенных и сапротрофных видов грибов. Возможно, что с этим связаны многие просчеты в выборе защитных мероприятий.

ГИПОТЕЗЫ О ПРОИСХОЖДЕНИИ ПАРАЗИТИЗМА У ПОЧВЕННЫХ ФИТОПАТОГЕНОВ

Вопросы происхождения паразитизма у грибов вообще и почвообитающих в частности давно дискутируется в научной литературе, но единой точки зрения пока не достигнуто [см. работы Гоймана, 1954; Жуковского, 1956, 1966; Вердеревского, 1968; Левитина, 1969, 1971; Тарра, 1976; Дьякова, 1981; Garrett, 1970 и др.].

Паразитизм - это форма биотрофного способа питания, связанная с использованием питательных веществ, образуемых живым хозяином. Она является одной из форм биотических связей организмов в биоценозах и, безусловно, является адаптивным приспособлением к существованию, сложившимся в процессе длительной сопряженной эволюции в биоценозе разных видов организмов.

В настоящее время наибольшее распространение получили две диаметрально противоположные точки зрения на появление паразитизма у грибов.

Согласно первой точке зрения, паразитизм возник из сапротрофного способа питания [Garrett, 1956, 1970; Luttrell, 1977].

В процессе конкуренции и естественного отбора многие виды элиминируются из экосистем более сильными конкурентами. В природе постоянно возникают ситуации, когда сапротрофы попадают внутрь тканей растений или животных через всевозможные раневые каналы. Подавляющее большинство их тут же погибает под действием защитных реакций жертвы. Однако, некоторые из них не только выживали, но и оказались способными размножаться внутри восприимчивого хозяина. Так как подобные ситуации возникали в процессе эволюции многократно во многих поколениях грибов и их хозяев, то способность к паразитизму все более закреплялась естественным отбором. Паразитизм оказался выгодным приспособлением для таких грибов, так как, находясь внутри растений или животных, они оказались защищенными покровами хозяина от конкурентов и антагонистов.

Таким образом, патогенные грибы обрели экологическую нишу, свободную от конкурентов. Это приспособление закрепилось у них генетически и привело к появлению серии биохимических адаптаций к паразитическому образу жизни: образованию "ферментов нападения", облегчающих проникновение в хозяина не только через раны, устьица или поры, но и через кутикулу; появлению "средств защиты" от самого хозяина и его метаболитов (фитоалексинов, ферментов и др.); адаптация к условиям ограниченного доступа кислорода внутри тканей хозяина; появлению веществ, регулирующих рост хозяина, проницаемость его мембран и позволяющих грибу использовать питательные вещества жертвы (токсины, регуляторы роста типа ауксинов, гиббереллинов, цитокининов).

В дальнейшем происходило нарастание специализации паразитизма. Если первые "молодые" паразиты, по-видимому, быстро убивали хозяина, и использовали его мертвые ткани (некротрофия), т.е. действовали скорее как хищники, то в последующих поколениях паразитов появилась способность длительного использования хозяина. Последнее имеет большой биологический смысл для паразита, так как обеспечивает патогена пищевой базой на продолжительный срок и позволяет ему полностью пройти цикл развития внутри хозяина, а некоторым паразитам даже осуществить несколько генераций за сезон. Поэтому, согласно принципам Ю.Одума (1975), происходит все большее и большее смягчение антагонистических отношений между жертвой и эксплуататором, вследствие чего появляется сбалансированный или мягкий паразитизм. Число ферментов нападения сокращается, а ферменты сапротрофного питания исчезают полностью, т.е. происходит

сильное сокращение ферментативной активности [Дьяков, 1980; Успенская, Решетникова, 1981].

В ряде случаев наблюдается полное угасание ферментов нападения и тогда проникновение паразитов внутрь хозяина становится возможным только через устьица (например, у ржавчинных грибов). У таких паразитов отмечается специализация по местам инфицирования жертвы и повышение роли тропизмов и таксисов во взаимодействиях с определенными участками тела хозяина (зонами роста корней, устьицами, прорастающими семенами и т.п. табл. 4) [Великанов, Сидорова, 1983].

У сбалансированных патогенов наблюдается дальнейшее совершенствование механизмов паразитизма: мимикрия ферментов, позволяющая замаскировать проникновение к жертву.

Токсины перестают играть роль орудия убийства хозяина (некротоксины), а становятся облигатными ростовыми и морфогенетическими факторами для гриба. Например, работами Дея и его коллег [Day et al. , 1980, 1981] показано, что образование дикариотической (патогенной) стадии у *Ustilago violacea* невозможно без присутствия в среде некоторых фракций, полученных из экстрактов тканей восприимчивого хозяина. Дея назвал эти вещества микобоэтинами. С их помощью осуществляется подобие гормональной связи между хозяином и его эксплуататором. Возможно, что трудность культивирования многих облигатных паразитов и симбиотрофов - микоризообразователей является следствием нехватки в среде веществ типа микобоэтинов.

Сопряженная эволюция затронула и адаптивные реакции хозяина. В процессе длительных контактов с фитопатогенами растения "научились" использовать некоторые из метаболитов последних в качестве дополнительных источников ростовых веществ, а самого эксплуататора в качестве защиты от других, более опасных паразитов. Известны случаи, когда растения, зараженные слабым паразитом, оказывались устойчивыми к другим фитопатогенам. Это свойство получило название перекрестной защиты и иногда используется на практике [Тарр, 1976; Сидорова, 1980; Gams, Schippers , 1979].

Дальнейшая специализация и взаимная адаптация привела партнеров к новому качественному уровню взаимодействий - появлению симбиотрофии и мутуализму, когда оба партнера извлекают для себя от контактов обоюдную пользу и начинают зависеть от этих контактов для осуществления нормальной жизнедеятельности.

Таким образом, согласно первой точке зрения эволюцию парази-

тизма можно изобразить следующим образом:

сапротрофы $\rightleftharpoons$ некротрофы $\rightleftharpoons$ сбалансированные паразиты $\rightleftharpoons$ симбиотрофы.

Согласно второй точке зрения [Pyrozinski , 1974, 1979; Saville , 1979] биотрофный способ питания является исходно первичным, а сапротрофный - вторичным. По этим представлениям грибы вышли на сушу значительно раньше высших растений в ассоциациях с водорослями (образования типа лишайников). Будучи симбиотрофами, грибы уже имели средства нападения на питающего хозяина и устойчивость к его защитным реакциям. На суше условия нередко складывались таким образом, что хозяин оказывался сильно ослабленным и отношения его с грибом становились из мутуалистических паразитическими. Поскольку хозяин погибал, то грибу приходилось использовать мертвые органические вещества и адаптироваться к выживанию вне жертвы. Так как эти процессы повторялись регулярно, то у грибов появилась способность к сапротрофному существованию. Таким образом, эволюцию паразитизма, согласно второй гипотезе, можно изобразить:

симбиотрофизм $\rightleftharpoons$ сбалансированный паразитизм $\rightleftharpoons$ некротрофия $\rightleftharpoons$ сапротрофия.

Развивая свою гипотезу далее, Пирозински предположил, что симбиотрофия дала начало не только лишайникам, но и высшим растениям, которые исходно вышли на сушу в виде симбиотической ассоциации оомицетов и зеленых водорослей. Оомицеты дали начало целлюлозным покровным оболочкам высших растений, а водоросли - хлоропластам. Таким образом, высшие растения - это результат эволюционно продвинутых лишайникоподобных ассоциаций [Pyrozinski , 1974].

Обе гипотезы допускают возможность взаимных переходов между звеньями предполагаемой ими цепи в эволюции паразитизма. Поэтому, возникнув тем или иным путем, паразитизм, по-видимому, мог в дальнейшем многократно возникать в разных группах грибов по-разному, то из сапротрофного, то из биотрофного способа питания, приводя к массовому появлению вторичных паразитов. Этим и объясняется существование в настоящее время разных уровней специализации у фитопатогенных грибов, наличие "старых" - специализированных, и "молодых" - неспециализированных видов.

Появление паразитизма как результат защиты от конкуренции С.Д. Гарретт [Garrett , 1956, 1970] назвал "экологически облигатным паразитизмом". В отличие от физиологически облигатного па-

разитизма, первый является вынужденным явлением в жизни грибов и в отсутствии конкуренции они способны сапротрофно расти на растительных остатках и питательных средах. То есть, экологически облигатные паразиты в цикле своего развития имеют более или менее выраженную стадию сапротрофного роста. Эту группу фитопатогенов Гарретт рассматривает, как сравнительно молодую, не успевшую еще глубоко специализироваться.

По мнению М.В.Горленко (1980), наличие сложного цикла развития у грибов, имеющих сапротрофные и биотрофные стадии, в целом выгодно для таких видов, так как позволяет им эволюционировать сразу в двух направлениях, что существенно повышает их шансы на выживание в биоценозах.

Физиологически облигатные паразиты полностью лишены каких бы то ни было сапротрофных стадий. Они не культивируются или очень плохо растут на искусственных питательных средах. Их жизнедеятельность невозможна или крайне затруднена без метаболитов живого хозяина. К таким организмам относятся вирусы, риккетсии, а из грибов - виды *Erysiphales*, *Uredinales* и некоторые другие высокоспециализированные фитопаразиты. Правда, в последние годы появились работы о выращивании *in vitro* некоторых ржавчинных и головневых грибов, тем не менее, получение полных жизненных циклов этих патогенов в культуре пока затруднено. Но в любом случае, физиологически облигатные паразиты никогда не имеют сапротрофных стадий в природных условиях, в отличие от экологически облигатных паразитов, у которых такие стадии можно найти и в естественных биоценозах, хотя бы в очень редких случаях.

Таким образом, основной особенностью почвенных фитопатогенных грибов является наличие у них двух трофических стадий развития - паразитической и сапротрофной, а у некоторых из них даже трех стадий - еще и симбиотической типа микориз. Вероятно, отсюда возникает и другая особенность этих паразитов - широкий спектр питающих хозяев, включающий многие десятки и даже сотни видов растений.

ОСНОВНЫЕ СОСТОЯНИЯ АКТИВНОСТИ ГРИБОВ И ИХ ВЫЖИВАНИЕ В ПОЧВЕ

Активность организмов в разных условиях может сильно меняться. А.М.Голдовский (1977, 1980) выделяет пять основных состояний физиологической и биохимической активности организмов: гипербиоз, биоз, гипобиоз, мезобиоз и анабиоз (табл. 4). У грибов известны все указанные состояния. Из них – биоз является основным, обеспечивающим все жизненные функции грибов.

В неблагоприятных условиях, а также в периоды межсезонья, особое значение приобретает способность грибов выживать в неактивном состоянии. Потеря активности и переход к гипобиозу и анабиозу обычно связаны с обезвоживанием клеток (например, при высыхании, замерзании). Толчком этому могут служить также истощение питательных веществ, нападение других организмов, действие ядохимикатов, физиологические процессы старения.

При переходе к анабиозу в клетках помимо обезвоживания наблюдается интенсивное образование липидов, которые покрывают все жизненно важные органеллы. Липиды защищают клетку и ее содержимое от действия неблагоприятных факторов – облучений, окислителей и т.п. Достигается это благодаря наличию в липидах большого числа ненасыщенных химических связей, вступающих в реакцию с повреждающими агентами и нейтрализующими их. Постепенно цитоплазма клеток загустевает и переходит в состояние близкое к кристаллическому. Меняется и состояние цитоплазматических мембран. Они уплотняются и теряют проницаемость. В таком состоянии клетки резко сокращают обмен веществ с окружающей средой и способны переносить действие неблагоприятных условий. Именно в этом состоянии, близком к глубокому гипобиозу или анабиозу переживают зиму или засуху клетки бактерий, дрожжей, мицелиальных грибов.

Однако, основными покоящимися структурами у грибов стали споры и специальные образования, типа склероциев. В состоянии анабиоза эти структуры способны выживать в течение ряда лет.

А.Сассмен и Хелворсон [Sussman, Halvorson, 1968] выделяют следующие состояния покоя у организмов: 1) конституционное, связанное с незрелостью структур (спор, склероциев, цист), и 2) индуцированное, когда физиологически зрелые и полноценные структуры не прорастают в силу действия внешних факторов, мешающих этому процессу.

Биологический смысл покоящихся стадий грибов и других организ-

Основные состояния физиологической и биохимической активности грибов

(с изменениями по А.М.Голдовскому, 1977, 1980)

Состояние	Характеристика обмена веществ	Структуры	Длительность выживания, биологическое назначение
I гипе-биоз	Повышен по сравнению с нормой. Сильно активизированы процессы, обеспечивающие энергетический обмен. Невыгоден для организмов. В природе встречается редко. Часто используется в промышленном производстве (активные мутанты). Сверхсинтез ферментов, токсинов, антибиотиков	мицелий, дрожжевые клетки, проростки спор, инфекционные гифы	короткий промежуток времени: в моменты защиты от конкурентов, проникновения в хозяина, большая затрата энергии и истощение запасных веществ
II биоз	Обычное состояние организмов. Нормальное протекание реакций ассимиляции и диссимиляции, все процессы сбалансированы	мицелий, дрожжевые клетки, ризоморфы, коремии	сохраняются длительно в течение всего цикла развития
III гипо-биоз	Пониженная активность. Обмен веществ замедлен, обычно в неблагоприятных условиях, расход энергии выше, чем накопление и поэтому обмен идет за счет расхода запасных веществ	мицелий, дрожжевые клетки, ризоморфы, коремии, хламидоспоры	сохраняется длительно, обеспечивает переживание в неблагоприятных условиях, зимовку, засуху, затопление и т.п.
IV мезо-биоз	Отсутствие активности, нет ассимиляции, но локально сохраняется диссимиляция. Для организма состояние невыгодное, обмен идет полностью за счет расхода запасных веществ, переходное к анабиозу	мицелий, споры	обычно короткий, а далее переход к анабиозу
V ана-биоз	Обмен веществ со средой отсутствует полностью. Процессы ассимиляции и диссимиляции остановлены.	споры, склеротии	обычно длительное, нередко в течение многих лет, обеспечивает выживание вида

мов не обычно велик. Именно они способствуют сохранению вида в самых неблагоприятных условиях и в течение длительного периода времени. С этим нужно считаться при разработке мер борьбы с почвенными патогенами. Следует иметь в виду, что покоящиеся структуры очень устойчивы к действию облучений, ядохимикатов, микробов-антагонистов. Для успешной борьбы с паразитами растений необходимо выведение из состояния покоя их диаспор.

ИСТОЧНИКИ ИНФЕКЦИИ ПРИ КОРНЕВЫХ БОЛЕЗНЯХ И ИХ РАСПРОСТРАНЕНИЕ

Под источником инфекции понимают те природные тела, которые содержат инфекционные структуры (споры, склероции, мицелий и др.) паразитов, способные вызывать заражение восприимчивых хозяев и патологический процесс у них.

В случае корневых болезней основным источником инфекции является сама почва, в которой находятся споры и другие покоящиеся структуры грибов и других микроорганизмов. Количество спор в почвах меняется в зависимости от типа почвы, биологических особенностей паразита, времени года, предшествующих культур и т.п.

Например, по данным В.И.Билай (1979) и многих других авторов, число выделяемых из почв изолятов видов *Fusarium* колеблется в разных почвах от 1-2 до 40 и более процентов от общего числа выделяемых изолятов грибов. Причем, в хорошо окультуренных почвах фитопатогенных фузариев во много раз больше, чем в слабо окультуренных или целинных почвах.

Число конидий *Bipolaris sorokiniana* колеблется в окультуренных почвах от 1-10 до нескольких сотен и даже более тысячи штук на 1 г сухой почвы [Дурынина, Чичева, 1978; Sallans, 1959; Garrett, 1956, 1970]. В Канаде на почвах, где давно выращиваются зерновые культуры, численность спор этого паразита составляет в среднем от 50-70 до 350 конидий на 1 г почвы [Sallans, 1959]. В почвах СССР споры данного патогена распространены практически во всех зонах земледелия европейской части, кроме кавказских красноземов, отличающихся сильной кислотностью [Дурынина, Чичева, 1978]. В Западной Сибири и Алтайском крае их численность в почвах составляет в среднем несколько десятков конидий на 1 г воздушно-сухой почвы [Чулжина, 1973].

Численность инфекционных структур грибов в почве зависит от их размеров. Установлено, что мелких по размеру пропагул паразитов содержится значительно больше на 1 г почвы, чем крупных, мас-

5-1488

сивных [Gams, Schippers , 1979]. Например, крупных склероциев видов *Sclerotinia* встречается всего 1-10 на 100 г почвы, склероциев *Botrytis* 1-100 на 100 г почвы, конидий *Bipolaris* (*Helminthosporium*) или *Alternaria* - от нескольких единиц до нескольких десятков на 1 г почвы, а мелких спор видов *Trichoderma*, *Penicillium* или мукоровых грибов - обычно от многих десятков до многих сотен и тысяч на 1 г почвы. Очень мелких спор и клеток бактерий, имеющих в среднем размер около 1 мкм, в разных типах почв встречается от нескольких тысяч до нескольких миллиардов на 1 г.

С содержанием в почве инфекционных структур грибов непосредственно связан инфекционный фон, под которым понимают численность диаспор на 1 г почвы. Присутствие спор того или иного патогена свидетельствует о неблагоприятном фитосанитарном состоянии почв, а их большое количество (высокий инфекционный фон) - об угрозе растениям и необходимости применения мер по предупреждению болезней.

Важным источником инфекции являются растительные остатки. На них фитопатогенные грибы могут существовать не только в виде спор но и активного мицелия, способного заражать корни растений в непосредственной близости от остатков, а иногда и на значительном расстоянии от них. Например, в наших опытах, проведенных с *Bipolaris sorokiniana* , было установлено, что заражение корней проростков ячменя или пшеницы возможно в почве на расстоянии до 1,5 см от места внесения растительных остатков (семена или кусочки соломинок), предварительно инокулированных данным грибом.

Серьезную угрозу посевам представляют сорняки. Они являются не только прямыми конкурентами и антагонистами культурных растений, но и промежуточными хозяевами многих видов фитопатогенных грибов, в том числе и корневых паразитов. Например, дикорастущие злаки - пырей, мятлики, овсяницы, ежа, лисохвост, душица и другие - поражаются фитопатогенами из родов *Fusarium*, *Rhizoctonia*, *Bipolaris*, *Gaeumannomyces graminis*, *Cercospora herpotrichoides* . При этом опасность посевам культурных растений возрастает еще потому, что сорняки часто болеют в легкой форме, без видимых симптомов [Горленко, 1968, 1973; Чулкина, 1973; Тарр, 1975]. Поэтому уничтожение сорняков является обязательным условием в системе мер по защите растений от корневых болезней.

Болезни могут передаваться от растения к растению с помощью

животных, особенно беспозвоночных. Поедая больные корни и растительные остатки, животные проглатывают споры и мицелий грибов, растущих на этих субстратах. Как правило, споры не перевариваются в кишечном тракте животных. Передвигаясь в почве, последние разносят споры грибов, а в ряде случаев, даже вносят их внутрь растений (например, корневые нематоды, клещи и др.).

Определенную роль в распространении инфекционных структур патогенных грибов играют абиотические факторы — вода и ветер. Они способны переносить споры фитопаразитов на значительные расстояния [Тарр, 1976]. Это случается после таяния снега, обильных ливней, наводнений, пыльных бурь. Попадая в новые местообитания, споры патогенов становятся причиной заболевания растений. Причиной распространения инфекций часто становится сам человек, засеивая новые поля больными семенами (например, пораженными "черным зародышем").

ДИНАМИКА ПОПУЛЯЦИЙ ФИТОПАТОГЕННЫХ ГРИБОВ В ПРИРОДЕ

Плотность популяций (количество пропативных структур или активного мицелия на единицу площади или объема почвы) фитопатогенных грибов не остается постоянной величиной и меняется из года в год и в течение одного года. Можно выделить пять основных фаз [Mitchell , 1979] развития патогенов и изменения их популяций в природе (рис. 8).

Фаза I представлена в основном покоящимися структурами или зимующим мицелием, находящимся в стадии гипобиоза или анабиоза. Чаще всего фаза I представляет естественный инфекционный фон, существующий к началу вегетации растений.

Фаза 2 характеризует выход паразита из состояния покоя и начало инокуляции корней или заселения мертвых органических веществ. Возникает она чаще всего весной и характеризуется началом прорастания спор, или склероциев грибов, или началом активного роста зимующего мицелия. Выход паразита из состояния покоя чаще всего индуцируется корневыми выделениями растений или притоком органических и минеральных веществ при внесении удобрений. Биомасса мицелия на этой стадии резко возрастает, а число покоящихся пропатив патогена заметно снижается, так как массы спор прорастают и проникают в корни, а новых спор еще не образуется.

Фаза 3 означает стадию активной колонизации корней растений. Биомасса мицелия продолжает быстро нарастать, число покоящихся структур может еще более, чем в фазе 2, снижаться за счет их

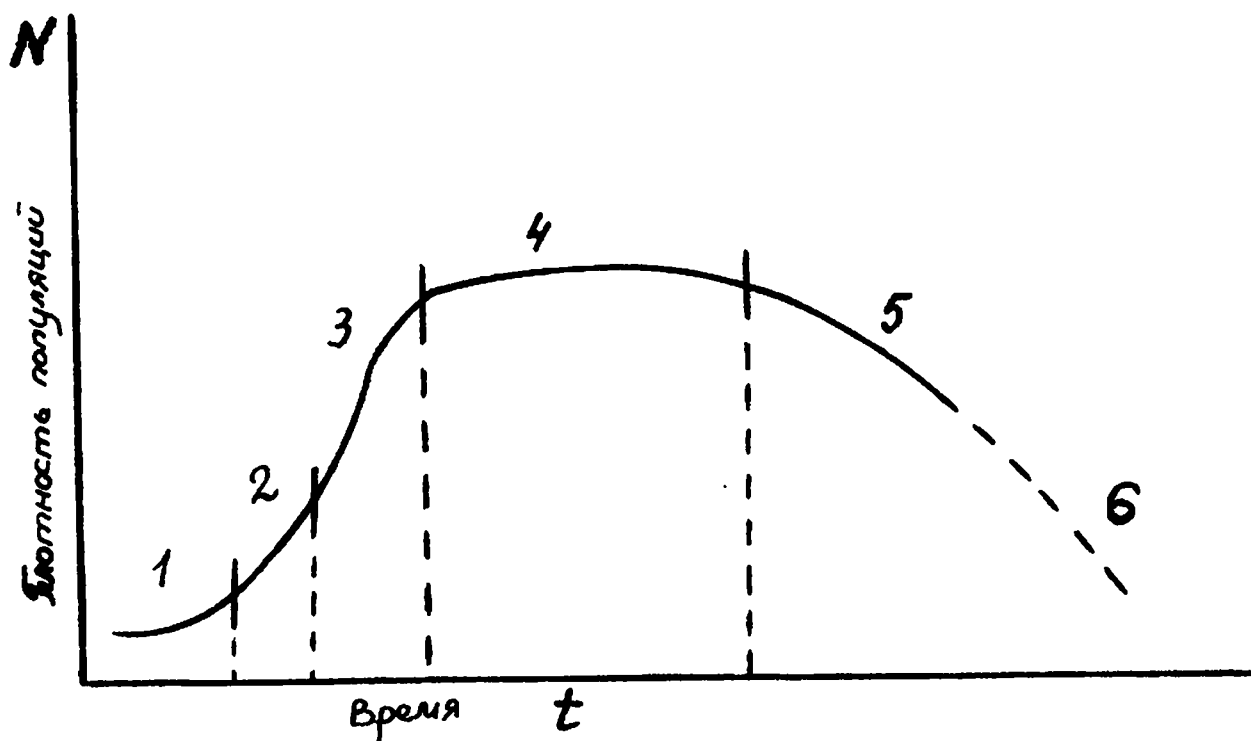


Рис. 8. Динамика развития популяций фитопатогенных грибов в течение года (по Mitchell, 1979):

1 — исход. инфек. фон; 2 — начало колонизации корней хозяина; 3 — активная колонизация корней; 4 — стабилизация колонизации и усиление спорообразования; 5 — выживание образованных спор после гибели хозяина; 6 — новый инфекц. фон. (Характеристику фаз см. в тексте)

прорастания и инвазии в новые корни. Это фаза активного распространения патогена в пространстве. У многих паразитов в этой фазе могут образовываться новые споры, которые обычно вскоре прорастают (без периода покоя) и инокулируют новые растения. В качестве примеров такого типа спороношения можно привести микроконидии фузариев, фацициальные стадии у спорыньевых грибов, зооспоры питиевых грибов, уредоспоры ржавчинных и т.д.

Фаза 4 характеризуется стабилизацией инфекционного процесса. Обычно она наступает во вторую половину вегетации, когда происходит остановка дальнейшего нарастания биомассы мицелия паразита в пораженных растениях и сильно увеличиваются процессы спорообразования. При этом нередко начинают формироваться "зимующие" споры или склероции, например, микросклероции у *Verticillium*, склероции у видов *Botrytis* и *Sclerotinia*, ооспоры у *Rhizium*, телеитоспоры у ржавчинных грибов.

Фазы 5 и 6 являются завершающей стадией развития патогенов. Фаза 5 приходится на конец вегетации растений-хозяев и характери-

зуется интенсивным спорообразованием паразитов. Активный рост и биомасса мицелия последних быстро сокращается, а число покоящихся пропагул резко возрастает. Для патогенов наступает период выживания вне хозяина. Из сохранившихся к следующему сезону (фаза 6) пропагул грибов образуется новый инфекционный фон.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Из приведенных данных следует, что почвообитающие фитопатогенные грибы являются очень гетерогенной группой организмов, отличающихся друг от друга как биологией, так и уровнем паразитической специализации. Многие из них имеют сложные экологические ниши, включающие несколько стадий развития - паразитическую, сапротрофную, и в некоторых случаях - симбиотрофную (типа микориз). Данные паразиты отличаются широкой специализацией в отношении растений-хозяев, что сильно снижает эффективность севооборотов. К особенностям этих грибов следует отнести также наличие устойчивых покоящихся стадий, позволяющих им выживать в неблагоприятных условиях в течение длительных периодов времени. Почвенные фитопатогенные грибы отличаются также высокой степенью изменчивости, позволяющей им легко адаптироваться к меняющимся условиям в природе. Все эти особенности необходимо учитывать при составлении прогнозов развития корневых болезней и рекомендаций по защите от них.

Г Л А В А IV

ОСНОВНЫЕ ПРИНЦИПЫ ЗАЩИТЫ ОТ ПОЧВЕННЫХ ПАТОГЕННЫХ ГРИБОВ

Борьба с почвенными патогенами представляет значительные трудности, важнейшими среди них являются следующие:

1) широкая специализация многих видов данной группы грибов, способных паразитировать на представителях многих семейств высших растений, в том числе на сорняках;

2) наличие у многих из них (*Bipolaris*, *Rhizoctonia*, *Fusarium*, *Curvularia*, *Rhizium*) активных сапротрофных фаз, позволяющих этим грибам помимо растения-хозяина использовать растительные остатки;

3) наличие у этих грибов хорошо сохраняющихся высокоустойчивых покоящихся структур (конидии, склероции, микросклероции, хламидоспоры);

4) высокая степень изменчивости, позволяющая им адаптироваться к негативным условиям внешней среды, особенно к ядохимикатам, а также к новым сортам растений;

5) корневые гнили являются комплексными заболеваниями, при которых определенная группа патогенов находится в сложных взаимодействиях между собой, при этом каждый из патогенов имеет свои физиологические особенности, различается устойчивостью к химическим средствам и т.д.

Поэтому эффективные мероприятия против одного из патогенов мало эффективны против их комплекса.

В связи с этим основной стратегией в защите от почвенных патогенов становится не искоренение их, а разработка таких мероприятий, которые ограничивали бы развитие патогена в агроценозах и снижали потерю урожая от болезней до экономически оправданного уровня.

ПРОБЛЕМА ПОЛУЧЕНИЯ УСТОЙЧИВЫХ СОРТОВ РАСТЕНИЙ

Выведение устойчивых сортов могло бы привести к кардинальному решению вопроса защиты растений от почвенных патогенов. Однако, этот вопрос является самым сложным в комплексе проблем. Следует напомнить, что устойчивость растений к фитопаразитам контролируется генетическим аппаратом растения-хозяина. Устойчивость сортов к корневым патогенам весьма слабо коррелирует с урожаем растений и восприимчивостью к другим заболеваниям. Селекционная работа осложняется еще и тем, что корневые гнили – комплексное заболевание, вызываемое несколькими грибами и устойчивость растения к одному из патогенов не спасает его от поражения другими видами паразитов. Кроме того, корневые патогены отличаются высокой изменчивостью и адаптацией в природных условиях.

Поэтому в настоящее время основная задача состоит не в выведении устойчивых сортов, а в получении выносливых сортов и линий. Последние заведомо будут поражаться корневыми патогенами в агроценозе, но при этом потери урожая у них не будут особенно значительными.

Перспективным направлением следует считать также повышение устойчивости к корневым патогенам у проростков растений, потому что эта стадия развития растения-хозяина наиболее уязвима к действию патогенов.

Поскольку и сами корневые паразиты, и образуемые ими фитоток-

сины в большинстве случаев при поражении растений вызывают у них нарушение проницаемости клеточных мембран и обезвоживание тканей хозяина, то перспективным направлением в селекционной работе по увеличению сопротивляемости растений корневым гнилям, может стать повышение устойчивости растений к высыханию в целом. Такая неспецифическая устойчивость растений к обезвоживанию тканей может оказаться выгодной и в случаях заболевания их корневыми гнилями и сосудистыми увяданиями.

В настоящее время благодаря успехам селекции в нашей стране получены относительно выносливые к корневым гнилям сорта и среди них: яровая пшеница Краснозерная, Саратовская 29 и 36, Грекум II4, Одесская 5I, Ильичевка, из озимых пшениц: Безостая I, Мироновская 808, сорта тонковолокнистого хлопчатника Ташкент I,2,3; АШ-25, 2732-И.

К сожалению, приходится констатировать, что устойчивых к корневым гнилям сортов ячменя у нас в стране и за рубежом пока нет.

Выведение относительно устойчивых и выносливых сортов – постоянная работа, так как длительное культивирование одного и того же сорта предопределяет селекцию патогена и повышение вредоносности заболевания во времени. Для каждой почвенно-климатической зоны необходимо иметь набор сортов с повышенной устойчивостью, что позволит оперативно вести сортосмену.

АГРОТЕХНИЧЕСКИЕ МЕТОДЫ

Эти методы являются в настоящее время мощным средством воздействия на все основные звенья экосистемы: почву, растения, патоген и включают обработку почвы, внесение удобрений, систему севооборотов, подготовку посевного материала, борьбу с сорняками.

При механической обработке почвы изменяются такие важные факторы, как влажность, температура и порозность почвы. При высокой влажности воздуха и почвы усиливается развитие таких опасных патогенов, как *Gaeumannomyces graminis*, видов родов *Fusarium*, *Phythium*. Напротив, при неустойчивом режиме увлажнения и чередовании увлажнения и пересыхания почвы увеличивается количество инфекционных структур *Bipolaris sorokiniana* в почве.

В почвах с высокой водоудерживающей способностью прослеживается увеличение пропативных структур *Phymatotrichum omnivorum* – одного из вредоносных возбудителей болезни хлопчатника, в хорошо аэрируемых почвах вредоносность этого патогена снижается.

В основном все мероприятия, направленные на оптимизацию условий произрастания высших растений, оказываются благоприятны и для корневых патогенов. Это связано с тем, что в ходе длительной сопряженной эволюции в природе грибы-паразиты адаптировались именно к тем условиям обитания, которые были благоприятны для растений-хозяев. Это существенно осложняет методы борьбы с корневыми патогенами. Так, рыхление почвы улучшает газообмен не только для корней растений, но и для почвообитающих грибов, которые практически все являются облигатными аэробами. Например, работами Дж. Стоцкого (1967) было показано, что грибы, в том числе и корневые патогены, значительно хуже развиваются в плотных почвах, тяжелых по механическому составу, чем в легких, хорошо оструктуренных. При этом, было установлено, что присутствие адсорбентов в среде подавляет активность почвенных грибов. Брукс и Даусон [Brook, Dawson, 1968] при сравнительном изучении посевов пшеницы прямо по стерне, а также по вспаханной почве, обработанной фунгицидами, показали, что развитие корневых гнилей (*Orhizobolus graminis*, *Cercosporella herpotricoides*) было меньшим при отсутствии вспашки, т.е. на уплотненной почве.

При вспашке происходит распределение спор корневых патогенов по всему корнеобитаемому слою, усиливается возможность контакта патогена и растения-хозяина в последующем вегетационном периоде. В связи с этим, применение вспашки с оборотом пласта для борьбы с корневыми патогенами нельзя рекомендовать как универсальный метод защиты. Безотвальная вспашка дает меньший процент поражения растений корневыми гнилями. Поэтому в настоящее время во многих зерносеющих районах страны используется именно этот способ обработки почвы.

При высокой насыщенности почвы корневыми патогенами неплохие результаты дает временное затопление полей на срок от 3 до 11 недель. При этом резко ухудшается водно-воздушный режим почвы, что неблагоприятно для почвенных патогенных грибов. По данным Stover (1953), этот прием оказался эффективным в борьбе с *Fusarium oxysporum*, *Sclerotinia sclerotiorum*, *Phytophthora parasitica*. Однако следует иметь в виду, что этот способ трудоемкий и не всегда эффективен, поскольку споры патогенов могут сохранять свою жизнеспособность и вирулентность значительно дольше этого срока.

Напротив, вспашка и глубокая обработка почвы нередко оказы-

ваются эффективными для защиты растений от патогенов, паразитирующих на надземных частях растений виды: *Sclerotinia*, *Clavices*, *Ustilago*, *Botrytis*. Запахивание растительных остатков в таких случаях в значительной мере предотвращает прорастание propagативных структур этих патогенов.

Севообороты и чередование культур. Нормы высева

Это наиболее простой, экономически оправданный и эффективный способ фитосанитарии, связанный с естественным отмиранием почвенной инфекции в отсутствии восприимчивого растения-хозяина. Исходя из почвенно-климатических особенностей и хозяйственной специализации рекомендуются различные схемы зерновых, зернопропашных и зернопаротравяных севооборотов.

Бессменное выращивание зерновых культур, особенно озимой и яровой пшеницы и ячменя, приводит к заспоренности почвы возбудителями корневой гнили, увеличению ее инфекционного потенциала, что сопровождается сильным развитием и высокой вредоносностью заболевания. Количество почвенной инфекции находится в непосредственной зависимости от хозяйственной истории полей. Развитие заболевания будет наименьшим на полях, где в предшествующем вегетационном сезоне возделывались непорожаемые культуры. Фитосанитарное состояние поля будет улучшаться во времени, если изменяется срок возделывания этих культур, а максимальное развитие заболевания будет наблюдаться при повторных и многократных посевах поражаемых культур.

Надо учитывать, что характер развития первичной почвенной и вторичной семенной инфекции в агроценозах даже в случае одноименных патогенов может существенно различаться в зависимости от почвенно-климатических условий.

Так, в районах с относительно коротким и засушливым летом и резко выраженной континентальностью климата propagативные структуры возбудителей при наступлении осенних холодов сохраняются значительно лучше, чем в умеренно теплой и влажной зоне, где наблюдается процесс "израстания инфекции" на пожнивных остатках. В этом случае в развитии заболевания основная роль будет сохраняться за почвенной инфекцией.

В районах повышенного и устойчивого увлажнения при теплом вегетационном периоде возбудители гельминтоспориозно-фузариозной корневой гнили дают несколько последовательных генераций конидий,

которые заражают и перезаражают надземные органы растений, что приводит к массовому инфицированию листьев и семян. Так в районах Дальнего Востока ведущая роль принадлежит семенной инфекции, а в областях Нечерноземной зоны почвенная и семенная инфекции имеют примерно равный удельный вес. Соотношение почвенной и семенной инфекции по годам меняется в зависимости от гидротермических условий вегетационного периода. В годы с мягким и влажным предуборочным периодом нарастает поражение зерна, особенно увеличивается поражение ячменя "черным зародышем". Например, установлено, что в Нечерноземной зоне и районах Дальнего Востока СССР семена ячменя постоянно в значительной степени инфицированы и являются источником фузариозно-гельминтоспориозной корневой гнили, снижая всхожесть зерна и продуктивность растений.

При ведущей роли почвенной инфекции важное значение приобретает фитосанитарная очистка полей за счет невосприимчивых к заболеванию культур путем научно обоснованной для данного региона системы севооборотов, а при повышении значения семенной инфекции, особые требования предъявляются к качеству семенного материала, способам и срокам посева, очистке семян от инфекции.

Наиболее успешно в настоящее время разработана система севооборотов по сохранению зерновых культур от корневых гнилей. Теоретической предпосылкой их является тот факт, что конидии патогенов сохраняются длительное время в почве только в состоянии вынужденного покоя. Корневые выделения сельскохозяйственных культур, устойчивых к корневым гнилям, таких как овес, кукуруза, гречиха, зернобобовые, провоцируют прорастание конидий патогенов в почве. При этом споры фитопаразита и их проростковые гифы, не встречая восприимчивого растения-хозяина, частично погибают. Почвенные патогены как правило, обладают более слабой конкурентной способностью по сравнению с почвообитающими сапротрофными микроорганизмами, поэтому внесение органических удобрений, использование сидератов, запахивание соломы под предшественник приводит к активизации микробиологической активности в агроценозе и снижению плотности популяций патогенов.

В севооборотах с высоким насыщением зерновыми культурами целесообразно периодическое введение овса, как непоражаемой культуры, а также замена ячменя на овес в севообороте: пар, пшеница, пшеница, ячмень. Овес очищает почву от инфекции значительно лучше парового поля и не снижает продуктивность даже на сильно инфи-

цированных участках. Ячмень, напротив, во всех регионах возделывания является наиболее поражаемой зерновой культурой, значительно снижает продуктивность при заболевании и накапливает в почве максимальное количество возбудителей болезней. Для ячменя лучшими предшественниками с фитосанитарной и общагротехнических позиций являются пропашные культуры – картофель, кукуруза, свекла. В ризосфере этих растений не только происходит "израстание" почвенной инфекции, но и повышается биологическая активность почвы за счет использования под данные культуры органических удобрений в высокой дозе. Есть сведения, что 2-3 летнее выращивание кукурузы на одном поле полностью очищает среду от почвенных патогенов.

Зернобобовые культуры, высеваемые как надежный предшественник, вероятно, не только обеззараживают почву, но и компенсируют потери биологического азота. При этом, в зерновых севооборотах улучшается баланс легкодоступного азота и повышается физиологическая устойчивость растений ко многим видам поражения. Оптимизация азотного питания – чрезвычайно важный фактор при интенсивном выращивании зерновых культур.

В степных районах с агротехнических позиций лучшим предшественником для озимой пшеницы является чистый и занятой пар, однако в паровом поле подавление инфекции носит неустойчивый характер, а количество инфекционных структур может даже увеличиваться. В последние годы на Украине хорошие результаты с точки зрения снижения инфекционного фона дает возделывание рапса и горчицы как на зеленую массу, так и на зерно, а в районах Дальнего Востока – сои.

Многолетние травы не всегда могут рассматриваться как хороший предшественник с фитосанитарной позиции. При высоком удельном весе злаковых культур в травосмеси они могут оказаться резерваторами инфекции. Известно, например, что *Bipolaris sorokiniana* поражает 64 вида злаковых растений и среди них такие широко распространенные как пырей, ежа сборная, костер и др.

Вредоносность всех видов корневой гнили значительно снижается при посеве крупными, физиологически зрелыми семенами. Семена с высокой всхожестью и энергией прорастания проявляют большую устойчивость к поражению корневыми патогенами и сохраняют высокую продуктивность даже на повышенных инфекционных фонах. Норма высева семян устанавливается дифференцированно для каждой зоны на основе агротехнических рекомендаций с учетом почвенно-климатических условий и колеблется в широких пределах даже для одной культуры, на-

пример, в зависимости от зоны и технологии сева норма высева ячменя по Союзу изменяется от 2,5 до 6,0 млн. шт. на I га. При отсутствии кондиционных семян установленную норму высева, особенно при наличии инфицированных семян, увеличивают. Целесообразность такого приема сомнительна. В загущенных посевах усиливается конкуренция между растениями за элементы питания. Кроме того, растения выделяют аллелохимические вещества с высоким эффектом ингибирования. В природных популяциях таким путем осуществляется регулирование плотности популяции, а поскольку в агроценозе мы имеем искусственную популяцию, то встречаемся с эффектом автоингибирования, который, несомненно, приводит к снижению продуктивности растительного сообщества. В таких посевах увеличивается возможность передачи возбудителя путем механического контакта соседей через корни и надземные органы. Поэтому увеличение нормы высева пораженных семян чаще сопровождается нарастанием заболевания и повышением инфекционного потенциала почвы. При снижении нормы высева фитосанитарное состояние посевов улучшается, но это экономически неоправданный прием. Поэтому для очистки семян от наружной инфекции применяют протравливание их бенлатом, гранозаном, витаваксом, фундазолом и др.

Важным приемом снижения пораженности семенного материала является создание переходящих фондов для пшеницы и ячменя. При длительном хранении на поверхности инфицированных семян идет естественный процесс вытеснения *Bipolaris sorokiniana* и фузариевых грибов более активными сапрофитами *Penicillium*, *Alternaria*. Семена с "черным зародышем" требуют обязательной браковки, поскольку отсутствуют надежные методы уничтожения внутренней семенной инфекции.

Монокультура

Ряд исследователей предлагает перейти от севооборотов к монокультуре при выращивании зерновых, особенно в случае поражения их узкоспециализированными патогенами, такими как *Sergosporella herpotrichoides*, *Gaeumannomyces graminis*. Этот прием активно пропагандируется английскими исследователями, а также в Бельгии и ГДР.

В качестве теоретической основы данного метода выдвигаются следующие аргументы: при монокультуре в течение первых лет возделывания происходит активное накопление патогенных к хозяину орга-

низмов и со временем наступает период насыщения почвы их пропативными структурами. Одновременно осуществляется и процесс накопления антагонистов к данной группе патогенов. После многолетнего возделывания растений в монокультуре, измеряемого десятилетиями, устанавливается динамическое равновесие между популяциями патогенов и их антагонистов. Следствием этого процесса является стабилизация потери урожая растений от болезни на определенном уровне. В последствии за счет использования удобрений и фунгицидов в монокультуре можно сдвинуть равновесие в сторону увеличения числа микробов-антагонистов или активировать их. При этом потери урожая сокращаются до минимума, снижаются и затраты на защиту растений.

В качестве положительных примеров монокультуры можно отметить многовековое успешное возделывание олив, citrusовых, винограда, риса, кукурузы и других культур. Однако, считать этот прием универсальным для всех видов растений нет оснований. Хорошо известно, что часть культурных растений интенсивно образует аутоингибиторы роста и при длительном культивировании вызывает аллелопатическое почвоугнетение. Как показывают теоретические исследования и практика возделывания сельскохозяйственных культур высокая степень насыщенности севооборотов зерновыми и хлопчатником, а также переход к монокультуре этих видов растений, сопровождается увеличением потерь урожая от корневых патогенов и других болезней. Поэтому рассматривать монокультуру как некоторое универсальное средство защиты растений в настоящее время не представляется возможным, нужны дополнительные исследования в этом плане.

Удобрения и свойства почвы как фактор устойчивости к корневым патогенам

Среди агротехнических мероприятий в системе интегрированной защиты растений особое место занимает использование удобрений, которые в больших количествах применяются во всех странах мира и их потребление характеризуется непрерывным ростом. Так, за послевоенный период оно увеличилось в мире более чем в десять раз. Интенсивность применения минеральных удобрений на единицу производственной мощности составляет в США 121 кг/га, в СССР - 131 кг/га, для развивающихся стран лишь 17,1 кг/га, в странах Западной Европы по 500-700 кг/га. В наибольших количествах производятся и применяются азотные удобрения. Среди них в настоящее время первое место занимает аммиачная селитра, далее - мочевина, жидкий аммиак,

нитрофоски, селитры. Основной принцип действия удобрений – обеспечение растений элементами минерального питания и в первую очередь – азотом, фосфором, калием. Поскольку в разных зонах земледелия и в разных типах почв растения испытывают нехватку разных элементов питания, то в литературе и практике не может быть единых рекомендаций даже по защите от одной группы патогенов. Например, известно, что фосфорные удобрения могут 1) препятствовать развитию корневых гнилей, 2) не влиять на ход патологического процесса, 3) способствовать увеличению инфекционного потенциала почвы. Разнокачественное воздействие одного и того же элемента связано с динамикой фосфорных соединений в самой почве.

Удобрения оказывают достаточно сложное воздействие на все компоненты агроценозов и на их взаимодействие друг с другом – растения, почвенные микроорганизмы, фитопатогенные организмы, саму почву.

Обычно удобрения в какой-то степени компенсируют растениям вред, причиняемый патогенами. Так как при поражении корневой системы и проводящих сосудов сильно нарушается корневое и минеральное питание растений, то внесение удобрений – дополнительного источника питания, улучшает обеспечение питательными веществами.

Поэтому многие авторы [Тупиневич, 1970; Чулкина, 1973; Garrett, 1970; и др.] предлагают использовать удобрения как средство защиты растений от корневых гнилей. В настоящее время эти предложения вошли в многочисленные рекомендации по защите растений и широко используется на практике.

Влияние pH почвы и кальция на инфекционный процесс

Важное значение в патогенезе корневых гнилей приобретают такие показатели как кислотность почвы и тесно связанное с ней содержание кальция в почвенном поглощающем комплексе. Кислотность почвы в конкретных экологических условиях определяется совокупностью таких факторов, как строением и составом почвенного поглощающего комплекса, составом материнской породы, наличием органических кислот, типом растительного сообщества и характером применяемых систем агротехнических мероприятий и может изменяться в довольно широких пределах pH от 3,5 до 8,5.

Известно, что многие виды грибов обладают хорошим ростом и спороношением в определенном интервале pH при выращивании их на искусственных питательных средах. При этом некоторые виды *Fusa-*

rium могут существовать в очень широком интервале pH, и поэтому такие приемы, как известкование, мало отражаются на их метаболизме. К таким видам можно отнести например, *F.solani*, *F.avenaceum*, *F.graminearum* и др. Другие грибы как, например, *Bipolaris sorokiniana*, *Rhizoctonia solani* предпочитают нейтральную или слабощелочную среду. В связи с этим, известкованная почва будет для них в целом более подходящим субстратом для заселения, чем та же ее разновидность, но без известки.

В различных почвенно-климатических зонах поражение зерновых культур корневыми гнилями вызывается в основном видами родов *Fusarium* и *Helminthosporium* в разных их соотношениях. Мы считаем, что состав возбудителей корневых гнилей в основном определяется реакцией среды. На кислых дерново-подзолистых почвах среди патогенов преобладают виды рода *Fusarium*. На светло-серых и черноземных почвах они также встречаются, но занимают меньшую долю среди патогенов, на более нейтральных почвах они, очевидно, уступают место видам рода *Helminthosporium*.

Обычно кислые почвы содержат больше мицелия грибов по сравнению с нейтральными и слабощелочными. Однако, для некоторых видов почвенных патогенов, имеющих оптимум роста в узком интервале pH, определенные изменения pH в почве с помощью известкования, внесения удобрений важны и могут быть использованы для снижения их вредоносности.

В почвенном поглощающем комплексе ионы водорода и кальция находятся в постоянном динамическом равновесии, поэтому влияние кислотности среды на развитие инфекционных процессов обычно рассматривается с учетом двух компонентов: наличия ионов кальция и уровня кислотности. Почвы, которые имеют малую степень насыщенности основаниями, содержат мало кальция, доступного для питания растений, чаще всего это почвы песчаные и супесчаные. Недостаток кальция отмечается на глинистых и суглинистых почвах с высокой гидролитической кислотностью.

Кальций - особый элемент, важность использования которого в борьбе с почвенными патогенами определяется его многоплановым воздействием на физиологические функции корневой системы растений. Кроме этого, Са может как непосредственно влиять на численность пропагул грибов в почве, так и косвенно, изменяя реакцию среды в ней.

Гистологические исследования показывают, что недостаточное

снабжение корней кальцием приводит к деформации клеточных структур, слабому формированию покровных тканей, обильному развитию межклетников, которые слабо заполняются лигнином. При низкой обеспеченности кальцием в любой среде – водной, песчаной или почвенной – наступает лизис (распад) корней, эндогенные выделения которых являются пригодным субстратом для большинства корневых патогенов и многих видов сапротрофов.

Влияние кальция на ход инфекционного процесса определяется также участием его в активации и инактивации некоторых грибных ферментов, таких как полигалактуроназа, лиазопектиназы. Например, развитие фузариоза на стеблях томата происходит с большей скоростью, если клеточные стенки и покровные ткани имеют низкое содержание кальция. Кальций обычно снижает активность полигалактуроназы, которая в большом количестве продуцируется патогенами. При наличии кальция в растениях вместо пектиновой кислоты по мере старения клеток формируется пектат кальция, который менее доступен грибным патогенам.

Кальций может также нейтрализовать часть органических кислот, которые образуются в ходе патологического процесса и тем самым снижать вредоносность заболеваний. Так, использование извести, а также азотнокислого кальция, предохраняет зернобобовые при поражении их *Sclerotium*, поскольку нейтрализует кислоту, которая выделяется патогеном.

В почве кальций воздействует на доступность ряда макро- и микроэлементов, которые имеют важное значение в питании растений. Установлено, что при наличии кальция увеличивается поступление в растения ионов аммония, молибдена, но снижается подвижность марганца, цинка, бора и др.

Так устойчивость томатов к фузариозу при использовании извести некоторые исследователи объясняют не только повышением реакции среды, но и иммобилизацией некоторых микроэлементов. Напротив известкование способствовало поражению ряда растений вертициллезом, при этом использование микроэлементов было неэффективно. Увеличение концентрации кальция приводило к оптимальному развитию растений табака и получению наибольшего урожая, но при этом возрастало заболевание "черной ножкой".

Содержание кальция, так же как и соответствующая реакция среды, оказывают непосредственное влияние на существование патогенов в почве. Например, кальций способствует увеличению роста мицелия гриба и депрессивно влияет на спороношение *Fusarium roseum*.

Известкование кислых дерново-подзолистых почв приводит к длительному сохранению и выживанию конидий *Bipolaris sorokiniana* даже в том случае, когда почва известковалась за восемь-десять лет до эксперимента [Дурынина, Чичева, 1980]. В этом случае наблюдается косвенное влияние (последствие) кальция на весь почвенный поглощающий комплекс. Увеличение инфекционного потенциала - результат снижения обменной и гидролитической кислотности, поскольку известно, что *B. sorokiniana* при выращивании на искусственных питательных средах не нуждается во внесении кальция.

Влияние органических удобрений на фитопатогенную микрофлору

Действие органических удобрений проявляется обычно в результате сложных взаимодействий биологических факторов среды и почвенного поглощающего комплекса. Попадая в почву, органические удобрения начинают разлагаться под влиянием собственных ферментов (автолиз), затем под действием микробиологической деятельности. В связи с этим по своему влиянию на патологический процесс органические и минеральные удобрения существенно различаются. Минеральные удобрения чаще действуют непосредственно на растения и патоген, менее затрагивая сопутствующую микрофлору. Действие органических удобрений осуществляется в первую очередь в активации процессов микробного разложения и их внесение сопровождается не только значительным увеличением общей численности микрофлоры, но и стимуляцией таких форм, среди которых имеются активные антагонисты к паразитам. В ряде случаев органические удобрения стимулируют прорастание покоящихся структур фитопатогенов (спор и склероциев). Выведение этих очень устойчивых структур из состояния покоя в отсутствии восприимчивых растений при наличии активных антагонистов является губительным для многих патогенов и таким образом способствует очистке почвы от последних.

Поэтому многие исследователи у нас в стране и за рубежом рассматривают органическое вещество почвы, а также навоз, компосты, разнообразные зеленые удобрения как главный фактор ограничения и подавления патогенов в почве.

Однако, изучение физиологических особенностей различных видов грибов, в том числе патогенных форм, показывает, что вещества органического происхождения усваиваются ими с разной скоростью и в неодинаковых количествах. Поэтому некоторые виды грибов заселяют бедные малоплодородные почвы, другие встречаются на хорошо окульту-

ренных высокогумусных почвах или увеличивают плотность популяции при внесении высоких доз органических веществ. Так, например, [Salt , 1959], изучая микрофлору ели, установил, что на молодых почвах с малым запасом органического вещества в составе естественного ценоза преобладают *Verticillium* и *Mortierella* sp . Последний вид — типичный представитель подзолистых и дерново-подзолистых почв, одинаково часто встречается как в аккумулятивном, так и в иллювиальном горизонте. По мере окультуривания почвы, увеличения запаса азота за счет выращивания ольхи, количество изолятов *Mortierella* уменьшалось, увеличивалось встречаемость *Pythium* и *Fusarium* .

Глинистые почвы Австралии, богатые органическим веществом, с высокой насыщенностью основаниями, без внесения фунгицидов подавляли развитие одного из наиболее вредоносных и широко распространенных патогенов — *Phytophthora cinnamomi* , который вызывает усыхание эвкалиптовых лесов; в то же время мало гумусированные латеритные почвы, которые содержат не более 0,11% азота, а также мало обменных катионов, интенсивно заселялись патогенами [Malajczuk , 1979].

При исследовании причин поражения яровой пшеницы корневой гнилью на серой лесной почве и на выщелоченном черноземе Красноярской лесостепи удалось установить, что на серой лесной почве общий процент поражения растений был выше, чем на выщелоченном черноземе, обладающим более высоким запасом органического вещества [Тупикова , 1974]. В этом случае трудно определить: влияло ли органическое вещество на физиологическое состояние растения-хозяина или подавляло развитие патогена в почве.

Многие американские исследователи рассматривают органическое вещество почвы, а также навоз и зеленые удобрения, как главный фактор ограничения и подавления патогенной микрофлоры в почве. В этом случае учитывается только эффект подавления патогена микробами-антагонистами, а также положительное воздействие элементов питания на физиологическое состояние растения-хозяина. При этом не обращается внимания на тот факт, что фитопатогенные грибы активно используют органическое вещество почвы и органические удобрения как источники углерода и азота и, примерно, в том же соотношении, что и другие группы микроорганизмов. Соотношение углерода к азоту в гумусе в среднем 10:1, а потребление этих элементов микроорганизмами осуществляется в отношении 25:1. Поэтому органи-

ческие вещества интенсивно перерабатываются микроорганизмами, около половины освобожденного азота становится доступной для растений, а остальная часть усваивается микроорганизмами. Суммарный результат патологического процесса будет определяться скоростью поглощения этих элементов из субстрата, особенно это относится к факультативным сапрофитам.

Органические и минеральные добавки оказывают неодинаковое стимулирующее действие на разные патогенные грибы в зависимости от их сапрофитной активности. Так, в опытах G.C. Paravizas с соавторами (1968) из 23 испытанных простых и сложных соединений-источников азота и углерода только 7 простых соединений способствовали увеличению численности *Thielaviopsis basicola* в почве, в то время как остальные 16 соединений снижали развитие гриба в разной степени. В то же время ни одно из изучаемых соединений не ограничивало развитие *Fusarium solani* f.sp. *phaseoli*, а 19 способствовали увеличению плотности популяции этого гриба в почве. А.Бутлер [Butler, 1959], изучая выживание четырех почвенных патогенов на растительных остатках в почвах различного уровня плодородия, установил, что *Gaeumannomyces graminis* и *Fusarium culmorum* дольше выживали в стерильной почве, длительность выживания *Curvularia gamosa* в растительных остатках не зависела от уровня плодородия почвы, а выживание *Cochliobolus sativus* было более длительным в почве с низким уровнем плодородия.

Изучение численности *Bipolaris sorokiniana* в почве в отсутствии растения-хозяина показало, что она тесно коррелировала с содержанием органического вещества. При реакции среды близкой к нейтральной почва с высоким содержанием органического вещества накапливала в 3-4 раза больше конидий патогена, чем почва с низким содержанием органического вещества (т.е. почва слабоокультуренная), хотя эти почвы относились к одному генотипу и имели одинаковый механический состав, эффект органики на стимуляцию развития патогена был устойчив и сохранялся как в естественной почве, так и при ее стерилизации [Дурьнина, Чичева, 1978].

В связи с этим, органические удобрения не всегда могут рассматриваться как надежный метод подавления патогенов в почве. Детальные исследования, проведенные в ГДР на различных почвах и с обширным набором органических удобрений показали, что их применение не обеспечивает статистически достоверного изменения в поражении растений корневой гнилью (*Cercospora herpotrichoides* и

Gaeumannomyces graminis).

Внесение 20 т навоза на дерново-подзолистых почвах Белоруссии также не снижало поражения яровой вики фузариозом, хотя оказало значительное положительное влияние на урожай зерна, который увеличился в 1,5 раза по сравнению с контролем.

Следовательно, если в конкурентной борьбе за источники питания скорость развития патогена значительно превышает развитие сопутствующей микрофлоры, мы вправе ожидать при наличии растения-хозяина развития эпифитотийного процесса, а при его отсутствии увеличения инфекционного потенциала почвы.

Роль азотных удобрений в ограничении почвенной инфекции

В ходе патологического процесса азотные удобрения оказывают непосредственное и разностороннее воздействие на каждый из элементов экосистемы: у растений в процессе вегетации изменяется динамика физиолого-биохимических процессов, у фитопатогенных грибов интенсивность и скорость роста мицелия, прорастание спор, хемотаксис зооспор, сохранение и выживание конидий. Они также влияют на количественный и качественный состав сопутствующей микрофлоры как в ризосфере растений, так и в самой почве. Помимо этого удобрения могут оказывать косвенное воздействие на развитие инфекционного процесса, изменяя pH почвы, активируя или подавляя нитрификацию и аммонификацию в ней, изменяя соотношение моно- и дивалентных катионов. Все это в конечном итоге отражается на уровне поражения растений фитопатогенами (табл.5).

Влияние азотных удобрений на устойчивость различных сельскохозяйственных культур изучалось на протяжении многих лет в условиях единовременных и стационарных полевых, а также в вегетационных опытах. Большинство исследователей приходят к заключению, что азот в составе удобрений увеличивает степень развития многих заболеваний, исключая фузариозы, хотя их вредоносность не всегда прогрессивно возрастает. Реакция растений и патогена в значительной степени определяется условиями постановки эксперимента, при этом влияние минеральных источников питания может измениться в ходе одного и того же патологического процесса, в зависимости от возраста растений, фазы развития, гидротермических условий.

Например, корневые гнили озимой пшеницы, вызванные *Gaeumannomyces graminis*, при внесении сульфата аммония под вспашку с осени нарастают в пространстве и времени и успешно подавляются при

Т а б л и ц а 5

Влияние минеральных удобрений на поражение растений почвенными патогенами (по материалам отечественных и зарубежных исследований)

Патоген	Растение-хозяин	Вносимые удобрения
<u>Поражение грибами снижается</u>		
<i>Cercospora herp- trichoides</i>	рожь, ячмень	азотные удобрения
<i>Cochliobolus sativus</i>	пшеница, ячмень	фосфорные удобрения
<i>Gaeumannomyces graminis</i>	—"	фосфорные, $(\text{NH}_4)_2\text{SO}_4$
<i>Gaeumannomyces graminis</i>	пшеница	$(\text{NH}_4)_2\text{SO}_4$, NH_4NO_3
<i>Fusarium oxysporum</i>	хлопчатник	$(\text{NH}_4)_2\text{SO}_4$, NH_4NO_3
<i>Verticillium dahliae</i>	вика, горох	CaCO_3 , $(\text{NH}_4)_2\text{SO}_4$
<i>Sclerotium rolfsii</i>	томат	$\text{Ca}(\text{NO}_3)_2$
<i>S.rolfsii</i>	сахарная свекла	$(\text{NH}_4)_2\text{SO}_4$, $\text{Ca}(\text{NO}_3)_2$
<u>Поражение грибами нарастает</u>		
<i>Gaeumannomyces graminis</i>	пшеница	NaNO_3
<i>Cochliobolus sativus</i>	пшеница, ячмень	CaCO_3
<i>Phytophthora cinnamomi</i>	эвкалипт	CaCO_3
<i>Phytophthora nicotianae</i>	табак	NO_3
<i>Phymatotrichum omnivorum</i>	хлопчатник	CaCO_3
<i>Verticillium albo-atrum</i>	—"	$\text{Ca}(\text{NO}_3)_2$, $(\text{NH}_4)_2\text{SO}_4$, KNO_3
<i>Streptomyces scabies</i>	картофель	NH_4NO_3 + CaCO_3
<i>Fusarium oxysporum</i>	томат	NO_3
<i>Fusarium solani</i>	фасоль	NH_4
<i>Fusarium moniliforme</i>	сорго	NH_4NO_3 , NaNO_3

использовании тех же удобрений весной [Huber , 1972]. Мы считаем, что это связано непосредственно с сезонной динамикой азотсодержащих соединений в самой почве. Весной дополнительное внесение азота способствует повышению физиологической устойчивости растения-хозяина.

Увеличение дозы азота в виде аммиачной селитры провоцировало развитие вертициллезного увядания, одного из самых вредоносных заболеваний хлопчатника во всех регионах его возделывания. При этом учитывалось суммарное воздействие на процесс аммиачной и нитратной формы азота, а роль каждого из них в патогенезе болезни пока не ясна. Из литературы известно, что минеральный азот является основным элементом питания не только для растений, но и для возбудителя вертициллезного увядания, при этом, в зависимости от источника азота в среде, преимущественно формирует микросклероции, конидии или оидии, что безусловно отражается на уровне зараженности почвы.

При многоплановом воздействии азотных удобрений на все звенья экосистемы временами чрезвычайно сложно определить, какие из внесенных форм подавляют патологический процесс, а какие активизируют его развитие. С этих позиций большой интерес представляет изучение развития корневых гнилей озимой пшеницы, вызываемых *Gaeumannomyces graminis* , под влиянием азотных удобрений. Особые трудности возникают при оценке удобрений, содержащих одновременно несколько форм азота, например, таких как аммиачная селитра. Так было показано, что аммиачная селитра способствует поражению растений корневыми гнилями, однако роль нитратной и аммиачной формы в патогенезе выявлена не была. На протяжении ряда лет противоречивые результаты относительно действия азота на поражения зерновых корневыми гнилями сменялись одни другими. Например, было зафиксировано, что в полевых условиях можно осуществлять контроль за патогеном, используя как раз этот вид удобрений, однако, оказалось, что корневые гнили нарастают с увеличением дозы вносимого азота. Сопоставление условий многочисленных экспериментов привело к правильному выводу и помогло объективно оценить участие нитратной и аммиачной формы азота в патогенезе корневой гнили.

Было установлено, что в полевых условиях ион аммония будет подавлять развитие заболевания, поскольку при обменной адсорбции этого иона корнями растения-хозяина в ризосфере выделяется ион водорода. В связи с этим увеличивается кислотность в ризосфере и подавляется развитие патогена. Плотность популяции патогена в

близлежащих участках корня снижается, поскольку грибок обычно развивается в более щелочном интервале pH [Smiley, Cook , 1973]. Удовлетворительное объяснение этого факта помогает понять, почему при совместном внесении иона аммония и извести депрессивное действие азота на патологический процесс не проявляется. При внесении щелочного компонента (известки) нивелируется в почве действие иона аммония на ризосферу растений. Поэтому для борьбы с корневой гнилью *G.graminis* можно рекомендовать внесение в рядки с семенами невысоких доз сульфата аммония около 15 кг, но без сопутствующих удобрений. Напротив, при использовании нитрат-иона, как показывают опыты, заболевание будет прогрессивно нарастать, поскольку при питании нитрат-ионом отсутствует вышеуказанный ризосферный эффект. К тому же известно немало работ, которые показывают, что уровень обеспеченности почвы нитратами тесно связан в почве с плотностью популяции некоторых патогенных грибов [Garrett , 1975].

В длительных модельных опытах с одинаковой инфекционной нагрузкой изучалось выживание конидий *Bipolaris sorokiniana* в зависимости от доз и форм азотных удобрений. Было убедительно показано, что количество конидий (на 1 г почвы) значительно выше при внесении в почву нитрата магния, чем аммиачной селитры или сульфата аммония [Дурниина, Чичева, 1978]. Эффект стимуляции устойчиво сохранялся как в естественной, так и в стерильной почве.

Хламидоспоры *Fusarium solani* прорастали значительно быстрее при совместном внесении углерода в виде глюкозы и азота в виде аммиачной селитры, чем при раздельном внесении этих компонентов в стерильную почву. В связи с этим можно предполагать, что на почвах, богатых органическим веществом, использование нитратных источников азота будет провоцировать функционирование патогена. При этом в отсутствии растения-хозяина накопление инфекции будет ингибироваться богатой микрофлорой самой почвы, при наличии растений степень поражения будет зависеть от конкретных экологических условий; а на менее плодородных, слабоокультуренных почвах увеличивать их токсикоз.

Следует также учитывать, что кроме форм удобрений взаимоотношения в системе "почва-растение-патоген" корректируются различной концентрацией питательных веществ в среде. Концентрация, оптимальная для вегетативного роста растений, может отрицательно влиять на патоген или подавлять развитие сопутствующей микрофлоры.

Так, использование питательной смеси в концентрации 1/2 от

нормальной способствовало интенсивному росту красного клевера, но эта смесь оказалась менее пригодной для развития *Fusarium* sp. и проявления его патогенности [Chi, Hanson , 1961]. Кормовые бобы, которые по своей природе являются хорошими азотфиксаторами, отлично росли в песчаной среде при высокой насыщенности азотом, при этом они были более устойчивы к фузариозу (Maier, 1968).

При увеличении уровня азотного питания снижается заболевание пшеницы *Gaeumannomyces graminis* . Есть основания предполагать, что здесь азот способствует нарастанию физиологической устойчивости высших растений, а не снижению инфекционного потенциала почвы. Морфологический анализ показывает, что количество пораженных корней при этом существенно увеличивается. Вредоносность заболевания становится меньше только за счет отрастания вторичных корней.

Известны случаи, когда наличие корневых патогенов маскирует недостаток элементов питания в почве. Например, считается, что выращивание зерновых в монокультуре или по зерновым предшественникам провоцирует развитие корневых болезней и повышает инфекционный потенциал почвы. При изучении поражения озимой пшеницы *Septoria herpotrichoides* в различных звеньях зернового севооборота было установлено, что потери в урожае определяются не только присутствием патогена, но, что значительно важнее, недостатком азота для питания растений в осенне-весенний период. С увеличением дозы азота от 20 до 70 кг/га урожай зерна возрастает и этот эффект устойчиво сохраняется как в естественной почве, так и в обработанной беномилом [Kurega , 1976].

Для некоторых почвенных патогенов справедливо и другое утверждение : степень развития заболевания может оказывать непосредственное влияние на потребление питательных веществ из почвы и из раствора, что существенно при выращивании растений в условиях гидропоники. Так, при поражении томата фузариозом потребление элементов минерального питания изменялось в ходе инфекционного процесса, при этом проявлялась реакция сорта на заболевание: оно значительно снижалось у поражаемого сорта, в меньшей степени - у среднеустойчивых сортов и стабильно сохранялось на определенном уровне у устойчивого сорта. Минеральное питание индуцирует образование пизатина и фитоалексинов, которые имеют важное значение в формировании иммунитета. Недостаток или избыток элементов питания влияет на чувствительность растений к фузариевой кислоте.

На практике шире используется совместное внесение азота с

другими видами органических и минеральных удобрений. Результат совокупного воздействия на патологический процесс часто отличается от воздействия на него отдельных видов удобрений. Сульфат аммония обычно подавляет прорастание конидий и снижает плотность популяции таких широко распространенных патогенов, как виды родов *Fusarium*, *Orhizobolus* и утрачивает это качество при совместном внесении с известью. Внесение сульфата аммония на нейтральных и слабощелочных почвах достаточно эффективно с точки зрения подавления инфекции. Механизм подавления основан на обменном поглощении иона аммония корнями растений и выделения в ризосфере иона водорода. Повышается кислотность в ризосфере и сдерживается прорастание конидий патогена в зоне корня.

Итак, есть основание полагать, что минеральный азот, вносимый в виде удобрений, часто используется патогенами как легко доступный источник питания и способствует увеличению плотности популяции в почве даже в отсутствии растения-хозяина, так как минеральные источники питания действуют непосредственно на растение и патоген без участия сопутствующей микрофлоры. Как исключение следует отметить физиологически кислые формы азотных удобрений типа сульфат-иона, их депрессивное воздействие на патологический процесс обусловлено косвенным влиянием на свойства почвы. Напротив, действие органического азота осуществляется обычно через микробное разложение, поэтому использование его сопровождается увеличением общего количества микрофлоры в почве, а также появлением антагонистических видов. При этом развитие и выживание патогенов в почве может подавляться.

Фосфорные удобрения и почвенные патогены

Фосфорным удобрениям уделяется большое внимание в борьбе с почвенными патогенами. Многие исследователи считают, что минимальные потери урожая от корневых гнилей при существенном снижении вредоносности заболевания можно получать при внесении в почву фосфора (одного или в сочетании с калием и азотом), при этом на степень развития заболевания сказывается внесение небольших доз фосфорных удобрений и даже опудривание ими семян.

Положительное действие фосфорных удобрений объясняется тем, что фосфор способствует усиленному росту корневой системы, повышает устойчивость растений к неблагоприятным условиям внешней среды. В связи с потреблением фосфора происходит более энергетич-

ный синтез органических веществ, увеличение склеренхимных тканей, что влечет за собой повышение сопротивляемости растений к внедрению паразита. Кроме того, положительное влияние фосфорных удобрений обусловлено их благоприятным воздействием на развитие вторичных корней, а также снижением под их влиянием жизнеспособности патогена в почве, в то время как применение только азотных удобрений ухудшает формирование как первичных, так и вторичных корней, при одновременном увеличении численности и жизнеспособности возбудителя в почве [Дурьнина, Чичева, 1978].

Фосфорные удобрения снижают развитие болезни, замедляя скорость распространения некрозов вверх по растению, причем наиболее сильное действие они оказывают в начале и середине вегетационного периода [Varma et al. , 1975].

Известно, что внесение фосфорных удобрений (120 кг/га д.в.) наиболее эффективно в борьбе с корневой гнилью при высоком уровне зараженности почвы возбудителем болезни (до 500-600 конидий на 1 г почвы к концу вегетации растений против 20 на контроле) [Тепляков, 1977].

В то же время, ряд авторов указывает на то, что фосфорные удобрения не снижают развития болезни. Л.М.Городилова с соавтор. (1974) пришли к выводу, что на южном карбонатном черноземе с крайне малыми запасами фосфора суперфосфат непосредственно на возбудителя корневой гнили не действовал, так как процент развития корневой гнили по фону суперфосфата не снижался, а был даже несколько выше, чем в контроле. Однако за счет лучшего развития корневой системы растений, лучшей обеспеченности питанием и усиления засухоустойчивости растений повышается их выносливость к патогену, вредоносность заболевания значительно снижается.

Причиной такой противоречивости данных различных авторов, вероятно, является то, что исследования проводились на почвах различных генетических типов, отличающихся по запасам питательных веществ и многим другим свойствам. Поэтому при оценке влияния различных элементов минерального питания на устойчивость растений к заболеванию необходимо прежде всего учитывать уровень обеспеченности ими почвы.

Наиболее убедительные результаты по влиянию фосфорных удобрений на инфекционный процесс у зерновых культур при поражении их корневыми патогенами получены на Ротамстедской опытной станции в условиях многолетних стационарных опытов, где систематические

анализы почвы проводятся с 1852 года. В опыте использовали невысокие дозы фосфора - 0, 16, 64 кг/га, что позволило получить в почве различную концентрацию подвижных фосфатов. Максимальная доза удобрений снижала поражение ячменя *Gaeumannomyces graminis* в три раза, а результаты в опытах с пшеницей зависели от предшественника и плодородия почвы на разных участках; в некоторых опытах поражение снижалось в шесть раз, а в других только с 73% до 58%. Совместное использованием фосфора с азотом и калием закрепляло полученный эффект. Также убедительно показано, что увеличение дозы азотных удобрений с 0 до 144 кг/га на фоне фосфорно-калийных сопровождается устойчивым снижением поражения с 53% до 3%. В этих исследованиях оценивалось суммарное влияние удобрений на весь ход патологического процесса; критерием оценки является урожай и число пораженных растений. Эффект связан с биохимией инфекционного процесса в клетках растения-хозяина, особенно с изменением катионно-анионного равновесия под влиянием удобрений [Cook, 1976]. Однако, отсутствие в работах данных о динамике патогена в почве при использовании фосфатов, не позволяет ответить на вопрос связано ли заболевание только с нарушением устойчивости растений или наблюдается также снижение инфекционного потенциала почвы.

Модельные опыты в естественной и стерилизованной почве показали, что фосфор, как элемент питания, необходим конидиям *B. sorokiniana* при прорастании. В связи с этим, внесение суперфосфата, особенно нейтрального, увеличивало число конидий патогена в почве. Наряду с этим, есть и другие данные, которые показывают, что использование фосфатов снижает выживание конидий патогена, вплоть до полного их распада.

Роль калийных удобрений в ограничении почвенной инфекции

Приходится констатировать тот факт, что роль калийных удобрений в патогенезе корневых гнилей изучена мало и публикации по этому вопросу немногочисленны. Это, вероятно, объясняется тем, что большинство почв, которые находятся в землепользовании, имеют среднюю и высокую степень обеспеченности калием. Принято считать, что почвы, имеющие 10-15 мг/100 г доступного калия, обеспечивают нормальное развитие зерновых культур севооборота, а содержание калия 25 мг/100 г почвы и больше - получение нормального урожая овощных культур и корнеплодов.

По данным агрохимического обследования на территории нашей

страны только 16% сельскохозяйственных угодий нуждаются во внесении больших доз калийных удобрений, 26% — это почвы, которые имеют высокую степень обеспеченности доступным калием и почти не нуждаются во внесении калийных удобрений. Много калия содержат все почвы тяжелого механического состава, а недостаток его для высших растений проявляется главным образом на аллювиальных песчаных и супесчаных почвах. Калий входит в состав целой группы глинистых минералов, таких как монтмориллонит, а также гидрослюд и переходит в доступную для растений форму в процессах выветривания. В почве обнаружено не менее пяти форм калия, которые подвергаются взаимной трансформации и могут использоваться как высшими растениями, так и микроорганизмами: воднорастворимая, обменная, обменная, калий связанный с органическим веществом почвы, фиксированный микрофлорой. Возможно, поэтому недостаток или избыток калия в почве в сельскохозяйственной практике встречается менее часто, чем азота и фосфора. В настоящее время известны болезни, вызванные недостаточностью калия, особенно капусты, корнеплодов и некоторых других, но пока неизвестны инфекционные грибные болезни, которые бы зависели от содержания калия в питательной среде.

В более ранних публикациях калию в увеличении устойчивости против грибных патогенов уделялось значительное внимание. Ряд отечественных и зарубежных исследователей полагали, что при наличии калия утолщаются клеточные стенки, повышается прочность механических тканей, увеличивается рост и дифференциация клеток камбия у высших растений. Все эти процессы способствуют повышению физиологической устойчивости растений против инфекционного поражения. Как показали последующие работы, фитопатогенные грибы обладают широким спектром целлюлолитических и пектолитических ферментов, поэтому механическая прочность тканей далеко не всегда является препятствием для развития патологического процесса. Так известно, что *Bipolaris sorokiniana* обладает высокой целлюлолитической активностью и перерабатывает большое количество растительных остатков, запаханных в виде соломы. Этот прием используется для снижения инфекционного потенциала почвы в севооборотах, насыщенных зерновыми культурами.

Полевые и вегетационные опыты показывают, что действия калия на инфекционный процесс чаще всего определяется уровнем обеспеченности почвы другими элементами питания, особенно азотом. Так, например, было показано, что корневая гниль кукурузы развивается

с меньшей интенсивностью, когда вносится высокая доза калия на фоне умеренной дозы азота, но скорость инфекционного процесса возрастает, если содержание азота увеличивается [Thayer, Williams, 1960]. В случае фузариозного увядания томата было найдено, что заболевание также прогрессивно нарастает, если доза азота превышает дозу внесенного калия, когда же в эксперименте была осуществлена предварительная инокуляция растений, то оказалось, что заболевание с большой скоростью развивается на растениях, которые растут при низкой обеспеченности азотом и высокой - калия.

Внесение калия в составе полного минерального удобрения снижало индекс заболевания с 22 до 10% у пшеницы при поражении ее *Gaeumannomyces graminis* по сравнению с тем вариантом, где вносили только азот и фосфор [Cook, 1976].

При культуре красного клевера минимальное поражение фузариозным увяданием отмечалось при совместном внесении всех трех компонентов: азота, фосфора и калия в концентрациях, оптимальных для развития растений. Хлористый калий не влиял на поражение томата увяданием, если вносился до начала инфекционного процесса, но увеличивал поражение, если был применен после инокуляции. Он же был успешно применен Джелали (1976), для подавления корневых гнилей. В патогенезе этих заболеваний корневые выделения рассматриваются как один из основных стимуляторов развития патогена и создания соответствующей микрофлоры в ризосфере. Проблема контроля за динамикой патогена в ризосфере - один из основных аспектов биологического контроля при заболевании корней. Оказалось, что введение хлористого калия полностью подавляет выделение через корни таких важных для патогена углеводов как рамноза, мальтоза, сахароза и раффиноза, примерно такое же действие оказала и мочевины. При этом значительно снижалось количество грибов в ризосфере и вне ризосферы, *Bipolaris sorokiniana* в отличие от контроля отсутствовал в ризосфере.

Проращивание конидий *Helminthosporium paraveris*, возбудителя гнили мака, в растворах калия хлористого различных концентраций показало, что если в воде конидии прорастали одной, двумя трубочками, то в растворе удобрения, независимо от концентрации, прорастали все споры, сами проростки были длиннее и часто ветвились [Дроздовская, 1977]. Использование азотнокислого калия в питательных средах способствовало превосходной споруляции *H. hawaiiense*, *H. rostratum*, *H. tetramera*; высокая скорость роста мицелия от-

7-1488

мечена для грибов рода *Alternaria* , наоборот масса мицелия *H.sativum* (*B.sorokiniana*) была больше при использовании ионов натрия, а не калия.

Роль микроудобрений в борьбе с почвенными патогенами

Микроэлементы составляют обширную группу катионов и анионов, которые оказывают многогранное воздействие на интенсивность и характер роста грибов, пигментацию, синтез витаминов, ферментов и антибиотиков.

Существующие данные по этому вопросу разнообразны, так как обычно относятся к различным видам и штаммам, различным дозам микроэлементов, средам и условиям опыта. Важной особенностью действия микроэлементов являются их относительно малые дозы, необходимые для культивирования или подавления грибной флоры. Малые количества микроэлементов обычны в среде, как загрязнения, поступающие с минеральными солями, органическими соединениями, атмосферными осадками и др. Эти случайные поступления микроэлементов в среду во многих случаях не только затрудняют постановку опытов, но искажают данные, давая противоречивые результаты, особенно это касается постановки полевых и вегетационных опытов.

Вносимые микроэлементы оказывают заметное влияние на морфолого-культуральные признаки грибов, активируют процессы дыхания, фиксации атмосферного азота, влияют на ферментативную активность дегидрогеназы, каталазы, протеолитических и амилитических ферментов. Определенно установлено, что для успешного роста многих видов грибов в питательной среде необходимы присутствие железа, цинка, марганца, меди. Бор имеет важное значение для роста *Fusarium oxysporum*, *F.udum*, *F.moniliforme* . Участие микроэлементов в метаболизме микроорганизмов лучше изучено для тех групп и видов, которые принимают участие в процессах брожения, фиксации атмосферного азота или в образовании биологически активных веществ.

Немногочисленные работы раскрывают действие микроэлементов на группу почвенных патогенов [Sadasivan, Subramanian , 1954; Purdy, Grogan , 1954; Thid, Rawla , 1967]. Опыты с *Phymatotrichum omnivorum* , где изучалось действие отдельных микроэлементов в синтетической очищенной среде, показали, что только цинк, марганец, железо увеличивали образование мицелия, а кобальт, никель, медь, алюминий угнетали его рост. Поглощение цинка началось на стадии прорастания конидий, усиливая рост гриба, он накап-

ливался в организме пропорционально сухому весу и был найден в органических и неорганических фракциях экстрактов из мицелия [Blank, 1941]. Как установлено для *F. graminearum*, выращенного в питательной среде, цинк непосредственно влияет на образование желтых пигментов.

Разные типы почв отличаются по запасам и доступности бора, меди, молибдена, цинка и др. В литературе и практике известны болезни недостаточности у высших растений, связанные с недостатком или отсутствием определенного микроэлемента, такие как "гниль сердечка" сахарной свеклы, связанная с недостатком в почве бора; розеточность листьев яблони, связанная с недостатком цинка; "белоколосость" или пустоколосость зерновых культур на торфяных почвах из-за отсутствия меди и ряд других. Раньше причиной всех этих заболеваний считали патогенные микроорганизмы.

Подвижность микроэлементов в различных почвах связана прежде всего с генезисом последних, запасами органического вещества и кислотностью среды.

Существуют геохимические провинции, где недостаток определенных микроэлементов в почве, связанный с их отсутствием в материнской породе, влияет на все звенья агрофитоценоза, и кроме этого, через растения вызывает расстройство физиологических функций у животных и человека.

На многих почвах, богатых органическим веществом, в том числе и на осушенных торфяниках, проявляется недостаток меди, так как основные запасы ее находятся в виде медьорганических соединений, которые с трудом подвергаются минерализации. В щелочных почвах в связи с реакцией среды снижается подвижность бора, марганца, меди, такое же явление наблюдается на кислых дерново-подзолистых почвах при известковании, а также на многих карбонатных почвах. На кислых почвах обращает внимание высокая подвижность марганца, в значительных концентрациях он токсичен для высших растений, свободноживущих азотфиксаторов, клубеньковых бактерий и некоторых других микроорганизмов.

Можно предполагать, что почвам с разным набором микроэлементов будут соответствовать определенные виды микроорганизмов, которые не будут обнаруживаться в других биогеоценозах из-за избытка или недостатка данного микроэлемента.

Исследования показывают, что пределах одного рода и даже одного вида у грибов потребность в микроэлементах варьирует в

очень широких пределах. Так оптимальная концентрация марганца для роста мицелия составляла у *Helminthosporium sativum* - 100; для *H. avenae* 0,1; *H. teres* 0,01; *H. turcicum* 1,0 мг/л, а их потребность в цинке различалась еще больше и соответственно составляла 0,0001, 10, 10, 0,1 мг/л. Из шестнадцати исследованных микроэлементов молибден был необходим только для роста *H. oryzae* и *H. sacchari*, все другие не требовали молибдена, зато *H. sativum* и *H. teres* могли расти без внесения меди [Thind, Rawla, 1967].

Влияние различных доз микроэлементов на поражение хлопчатника вертициллезным увяданием показало, что выбор оптимальных доз марганца и кобальта и внесение их в виде обогащенного суперфосфата позволяет снизить заболевание на 10-40%. Положительное влияние оказывает внесение микроэлементов на устойчивость ячменя к различным заболеваниям. Пока не ясно, как влияют микроэлементы на ход инфекционного процесса: повышают ли физиологическую устойчивость растения-хозяина или угнетают развитие патогена в почве за счет создания более высокой концентрации. Есть сведения, что такие элементы, как бор, влияя на проницаемость клеточных мембран и транспорт углеводов у растений, могут изменять их устойчивость к патогенам [Wood, 1967].

ХИМИЧЕСКИЙ МЕТОД ЗАЩИТЫ РАСТЕНИЙ

Химический метод защиты основан на применении широкого спектра ядохимикатов. В настоящее время это самый эффективный способ защиты урожая от большинства болезней и вредителей. Правильно спланированные обработки дают высокий экономический эффект. Основные достоинства этого метода: высокая эффективность действия на патогены; сравнительная дешевизна; относительная универсальность, так как один и тот же препарат может воздействовать на разные группы патогенов.

Включение веществ с высокой биоцидной активностью в агроценоз предъявляет особые требования к применяемым препаратам: 1) эти вещества должны быть высокотоксичны для патогенных организмов, но не токсичны для растений, животных и человека; 2) технология применения средств хемотерапии должна быть простой и доступной; 3) они не должны накапливаться в почве, растениях и попадать в пищевые цепочки, существующие в биоценозах; 4) стоимость препаратов и средств обработки не должна быть высокой.

Однако, применение средств защиты на практике часто приводит

к резкому нарушению равновесия в экосистемах и частичной аккумуляции этих веществ в почве и растениях. Одна из устранимых причин - превышение допустимых норм и нарушение технологии применения пестицидов. Кроме того, ряд препаратов обладает очень широким спектром действия и кумулятивной способностью, в связи с чем наблюдается побочное воздействие их на иные группы микроорганизмов, а также они могут при длительном применении вызывать появление устойчивых мутантов среди фитопатогенных грибов.

Поэтому при выборе препарата и метода его использования необходимы расчеты ожидаемого экономического эффекта. Вероятно, не во всех случаях такая обработка может быть рекомендована в производство. Если затраты на химиотерапию окажутся выше, чем планируемая прибавка урожая, то смысла в такой обработке посевов нет. Необходимо также хотя бы приблизительно учесть возможный вред от попадания хемотрепаратов с полей в другие природные системы - реки, озера и т.д.

Такие расчеты предполагают хорошее знание механизмов (в том числе и побочных), происходящих в природе явлений. Они должны основываться на серьезном экологическом прогнозе, учитывающем большое число факторов и взаимосвязей между ними. Необходимость такого прогноза очевидна: только в США в 1975 г. было использовано около 700 млн. кг ядохимикатов примерно 1000 наименований. Широко они используются и в других странах мира. Бесспорно, это создает серьезную экологическую проблему.

Химические препараты, применяемые против грибов, получили название фунгицидов. По действию на фитопатогенов и их хозяев фунгициды можно условно разделить на две группы: защитные (профилактические) и лечащие. Первая группа препаратов обычно используется для предупреждения заболеваний, создавая химический барьер на путях проникновения грибов в хозяев, а вторая служит для уничтожения паразитов уже проникших в растения. По влиянию на фитопатогенов внутри обеих групп хемотрепаратов можно выделить вещества с биоцидным (фунгицидным) действием, вызывающих гибель грибов, и биостатическим (фунгистатическим) действием, не губительных для фитопатогенов, но ограничивающих их выход из состояния покоя, образование инфекционных или репродуктивных структур, рост мицелия.

Различают также фунгициды, обладающие системным и контактным действием. Системные фунгициды проникают внутрь растений и делают их непригодными для нормального развития грибов. Поэтому

системные препараты дают хорошие результаты для лечения уже заболевших растений. Контактные фунгициды не проникают в растения, остаются на его поверхности или вокруг семян и корней. Их хорошо применять в качестве профилактических препаратов.

Способы применения фунгицидов различны. Для защиты от почвенных фитопатогенных грибов нередко применяют обработку семян (протравливание) перед посевом или за 2-5 месяцев до посева. Для этого употребляют препараты ТМД, гранозан, меркуран, меркуртексан, фентиурам, формалин и др. Протравливание может быть сухое, с увлажнением и влажное. Последние два способа могут проводиться либо путем обработки семян концентрированными суспензиями фунгицидов (1,5-2 кг на 5-10 л воды на 100 кг семян), либо напылением сухого препарата на предварительно смоченные водой семена. Для улучшения прилипания ядохимикатов добавляют силикатный клей, сульфитно-спиртовую барду или другие вещества. Чтобы отличать протравленные семена от непротравленных к препаратам фунгицидов примешивают специальные красители. Сухое протравливание проводят порошкообразными препаратами из расчета 1,5-2 кг на 100 кг семян. После влажного протравливания семена необходимо сушить, потом закладывать их на хранение. Протравленные семена меньше страдают от повреждения грибами при хранении, а также в почве при прорастании. Некоторые препараты стимулируют прорастание семян и повышают активность их роста на ранних стадиях. Даже если потом взрослые растения и заражаются почвенными патогенами, то обычно патологический процесс протекает у них легче, чем при заражении проростков. Поэтому протравливание семян оказывает положительное влияние на растения.

БИОЛОГИЧЕСКИЙ МЕТОД ЗАЩИТЫ РАСТЕНИЙ ОТ КОРНЕВЫХ ГНИЛЕЙ

Биологический метод предусматривает использование для защиты от вредителей и болезней других живых организмов или их метаболитов, при этом достигается снижение плотности инокулюма или патологической активности патогена в активном состоянии или его покоящихся структур [Скок, 1976]. Защита от болезней биологическими средствами направлена на подавление роста патогена, провоцированное прорастание покоящихся структур его в отсутствии растения-хозяина, подавление паразитической активности или замещение в среде паразита сапротрофом, повышением устойчивости хозяина или перекрестной защитой.

Достигается это несколькими средствами, основные из них следующие: 1) использование препаратов, содержащих живые структуры

антагонистов или гиперпаразитов фитопатогенных грибов; 2) регуляция структуры биоценоза путем создания оптимальных условий для развития антагонистов. Этот метод широко используется в борьбе с почвенными патогенами. Факторами регуляции агроценоза являются севообороты, подбор устойчивых форм и сортов, использование удобрений органических и минеральных и химических мелиорантов типа известки; 3) перекрестная защита, осуществляется путем предварительной инокуляции растений слабопатогенными или авирулентными расами или штаммами патогенов.

В настоящее время наиболее широкое развитие получили применение препаратов антагонистов или гиперпаразитов против грибных патогенов. Хорошо известно использование антагонистов из рода *Trichoderma* (*T. viride*, *T. harzianum*, *T. koningii*) у нас в стране и за рубежом. Препараты отечественного производства Триходермин 3 и 4 (Сидорова, 1980) с положительными результатами применяются против белой и корневой гнили огурцов в условиях закрытого грунта, в борьбе с черной ножкой капусты путем дражирования семян, против корневой гнили яровой пшеницы и вертициллезного увядания хлопчатника.

За рубежом препараты с несколькими видами рода *Trichoderma* использовались путем внесения их в почву, обработки семян и рассады против корневых патогенов: *Pythium*, *Rhizoctonia solani* на бобовых культурах, *Sclerotium rolfsii* на чечевице и ряде других.

Механизмы воздействия испытанных препаратов на патогенные грибы отличаются широким разнообразием. Показано, что грибы из рода *Trichoderma* и им подобные образуют ряд антибиотиков, токсичных для фитопатогенов, ферментов, способных гидролизовать клеточные структуры грибов-патогенов, а также обладают способностью к прямому паразитизму на них.

При внесении антагонистов в почву они попадают в уже сложившиеся условия агроценоза, поэтому должны обладать высокой конкурентной и адаптационной способностью, чтобы обеспечить соответствующую плотность популяции и длительное выживание в среде. В связи с этим культуру антагониста выращивают на определенном субстрате, который обеспечивает сохранение и приживание антагониста в почве, на растительных органах и семенах. В качестве субстрата используют частично стерилизованный торф, отходы сахарной, целлюлозно-бумажной, маслосточной промышленности, почво-органические компосты, отруби, стерилизованную солому и опилки.

Один из наиболее важных вопросов при использовании биопрепаратов - отбор активных и стабильных штаммов грибов-антагонистов. Эффективность внесения препарата зачастую в прямой степени зависит от выбора местных или привозных изолятов. При этом эффективность защиты наблюдается в одних условиях при использовании штаммов, доминирующих в данной почве, а в других - хорошие результаты дает использование изолятов из других мест обитания. М.В.Горленко (1979) считает, что выбор штаммов должен решаться с учетом свойств и состава микрофлоры тех почв, в которых планируется использование биопрепаратов. Он отмечает, что оптимальным вариантом является использование привозных изолятов, наиболее активных и стабильных, при этом обладающих широкими адаптационными возможностями.

Обязательно должны учитываться доминантные или индикаторные формы для данного почвенного генотипа или сложившегося агроценоза.

Обширные исследования в странах СЭВ выполнены по использованию в практике защиты *Peniophora gigantea* против заражения корневой губкой хвойных пород. Его применяют для обработки пней при заготовке древесины. Предложенный около двадцати лет назад в Англии, этот препарат нашел широкое применение в СССР, Польше, Финляндии, где обработка проведена на тысячах гектаров хвойных лесов. Эффективность защиты может быть увеличена при подборе местных штаммов и оптимизации режима их культивирования, подборе соответствующего субстрата.

Положительные результаты дает комплексная защита, когда для подавления первичной инфекции используется биопрепарат *P. gigantea* а для последующей стабилизации эффекта фунгициды типа фундазол и беномил [Василюкас и др., 1979].

Интенсивные поиски грибов-антагонистов показали, что наряду с известными препаратами в практике защиты успешно могут быть использованы препараты *Corticium* sp. Его впервые применили в США против корневой гнили столовой свеклы, вызываемой питиевыми грибами, следует указать, что в условиях эксперимента другие антагонисты были неэффективными и среди них *T.harziaum* [Носч , 1979]. Перспективным оказалось использование в условиях закрытого грунта *Gliocladium roseum* против черной корневой гнили огурцов [Moody, Gindrat , 1977].

Кроме грибов-антагонистов, значительный интерес представляет использование для защиты микопаразитов, или гиперпаразитов, т.е. грибов, паразитирующих на грибах других видов. В настоящее время

они лучше изучены и шире применяются для борьбы с грибами, вызывающих поражение надземных органов. Известны микопаразиты ржавчинных грибов (*Darlusa filum*, *Aphanaladium album*); мучнисторосяных - (*A. album*, *Ampelomyces guisgalis*). Под влиянием гиперпаразита происходит или изменение цикла развития патогенных грибов, либо разрушение клеточных структур и цитоплазмы, либо затрудняется распространение их инфекционных структур за счет поверхностного распространения на них мицелия гиперпаразита. Так под воздействием *A. album* у ржавчинных грибов происходит преждевременное образование телеитоспор и сокращение периода уредостадии, что уменьшает инфекционную нагрузку их в среде обитания.

В последние годы проводятся исследования для изыскания гиперпаразитов для борьбы с почвенными патогенами. Получены положительные результаты в экспериментальных работах, которые показывают возможность использования гиперпаразитов против видов *Sclerotinia*, *Rythium*, *Aphanomyces*. Обнадеживающие результаты получены при испытании *P. oligandrum* при защите сахарной свеклы от корневой гнили, корнееда и *A. tenuis*. В опытах использовалась водная суспензия ооспор этого гриба для обработки семян при посеве, при этом наблюдалось не только подавление фитопатогенов в ризосфере проростков, но и увеличивалась значительно всхожесть семян и активность их первоначального роста.

Перспективным видом гиперпаразита следует признать *Coniothyrium minitans*, который широко распространен во всех типах почвы в различных частях земного шара и постоянно встречается на разных видах *Sclerotium* и *Sclerotinia*. Внесенный в почвы гиперпаразит способен длительное время выживать в ней в широком интервале температур, сохраняя высокую жизнеспособность. Пораженные склероции таких вредоносных патогенов подсолнечника, как *Sclerotium* и *Sclerotinia* полностью разрушаются под влиянием гиперпаразита, он образует в них многочисленные пикниды и может проникать в гифы хозяина. Установлено положительное влияние *C. minitans* при защите лука, томатов от белой гнили и рака клевера, вызываемого *S. trifoliorum*. Устойчивость различных патогенов-хозяев к названным гиперпаразитам изменяется в зависимости от вида изолята и условий его культивирования, поэтому необходимы дальнейшие исследования в этой области для изыскания оптимальных параметров их применения.

Помимо различных видов грибов в качестве гиперпаразитов мо-

гут выступать и почвенные беспозвоночные: простейшие, мелкие насекомые, амёбы, нематоды и др. Физиологической основой их применения считается нарушение целостности поверхности покоящихся структур патогенных грибов или перфорацию спор и гиф. Поскольку количество простейших в естественной почве обычно невелико, то получать эти явления на практике можно при дополнительном внесении этих организмов в почву или при обработке семян культурой простейших. Известен факт снижения поражения пшеницы *T. sativus* при обработке посевного материала водной суспензией амёб [Old, Patrick, 1979].

В свою очередь некоторые грибы могут быть использованы для защиты растений от паразитирующих на них почвенных клещей, нематод и насекомых. Для этого широко используются хищные и нематофаговые грибы, а также энтомопатогенные грибы [Сопрунов, 1956; Мехтиева, 1980; Tarr, 1975; Gams, Schippers, 1979]. Наиболее успешно эти грибы применяются в условиях теплиц. Их споры вносят в почву под выращиваемые культуры или наносят на поверхность почвы и растений. Хищные грибы хорошо приживаются в почвах и, образуя ловчие структуры, могут существенно снизить численность нематод, уменьшив тем самым поражение растений этими вредителями. Энтомопатогенные грибы (*Entomophthora*, *Beauveria*, *Paeecilomyces* др.) способны вызывать массовые поражения насекомых. В настоящее время получают биопрепараты против ряда насекомых например, бевежин и др.

Перекрестная защита растений от почвенных патогенов осуществляется путем обработки молодых растений или семян, а также рассады перед высадкой в грунт неспецифическими или слабopatогенными микроорганизмами, а также слабовирулентной или авирулентной расой патогена. Механизм взаимодействия предполагает активизацию природного иммунитета растений. Возможно, что использование слабых патогенов вызывает в растениях образование веществ типа алексинов, пизатина или происходит коррекция механических структур клетки путем их лигнификации.

Перекрестная защита осуществляется вполне эффективно, в основном, в тепличных хозяйствах и в районах с благоприятными для культур климатическими условиями. Можно считать, что с прогрессом научной разработки этого метода, он будет играть значительную роль и применяться в более широком масштабе.

Известно несколько примеров устойчивого действия перекрестной защиты в случае защиты растений от ржавчины, когда против бурой

ржавчины применяли неспецифические патогены *Russinia dispersa* и *R. coronifera* .

Ранняя инокуляция огурцов *Colletotrichum lagenarium* защищала растения от заражения этим патогеном в процессе вегетации.

Коттер и др. [Collier et al , 1979] показал возможность перекрестной защиты томатов при вертициллезном увядании, если рассада предварительно была инфицирована *Fusarium* sp . Положительный результат на томатах также получили при использовании *V. albo-atrum* против поражения *V. dahliae*.

Известны многочисленные примеры защиты пшеницы от заражения *Orhizobolus graminis* путем предварительной инокуляции посевного материала авирулентными штаммами того же гриба. Успех защиты в значительной степени зависит от условий внешней среды, слабопатогенные штаммы способствуют выработке раннего иммунитета только при оптимальном режиме влажности и температуры.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В настоящее время накоплен большой опыт по защите растений от корневых гнилей. Наиболее действенными мероприятиями в этом деле являются агротехнические мероприятия и химическая защита. Определенные успехи имеются в деле селекции растений на выносливость к корневым патогенам. В настоящее время имеются районированные сорта, обладающие комплексной устойчивостью к ряду паразитов. Однако разработка биологических средств защиты растений пока еще не нашла широкого применения на практике и используется в небольших масштабах только в условиях теплиц.

Во всех случаях защита растений от корневых паразитов сводится не к уничтожению последних, а к снижению их численности в почвах. Такова основная стратегия борьбы с корневыми гнилями на современном этапе.

РЕКОМЕНДУЕМАЯ ЛИТЕРАТУРА

Б а б ъ е в а И. П., З е н о в а Г. М. Биология почв. М. Изд-во Моск. ун-та, 1983, 248 с.

Б е н к е н А. А., Роль растительных выделений в развитии грибных инфекций. — Микология и фитопатология, 1969, т.3, № 6, 507-512

Б е н к е н А. А., Х а ц к е в и ч Л. К. Параморфогенные вещества в практике фитопатологических исследований. — Микология и фитопатология, 1972, т. 6, № 2, 174-177.

Б е р е с т е ц к и й О. А. Роль культурных растений в формировании микробных сообществ почв. Автореф. докт. дис. М., Моск. ун-т, 1982, 24 с.

Б и л а й В. И., П и д о п л и ч к о Н. М. Токсинообразующие микроскопические грибы. Киев, 1970, 291 с.

В а н д е р П л а н к Я. Устойчивость растений к болезням. М., Колос, 1972, 253 с.

В а н д е р п л а н к Я. Генетические и молекулярные основы патогенеза у растений. М., Мир, 1981, 236 с.

В е л и к а н о в Л. Л., С и д о р о в а И. И. Биохимические аспекты экологии грибов. — Успехи микробиологии, М., Наука, 1983, т. 18, 112-132

В е л и к а н о в Л. Л., У с п е н с к а я Г. Д. Некоторые вопросы экологии грибов (пути формирования экологических групп грибов, их место и роль в биогеоценозах). — В кн.: Итоги науки и техники. Ботаника, т. 4. М., Изд-во ВИНТИ АН СССР, 1980, с. 49-105

Г е ш е л е Э. Э. Устойчивость зерновых злаковых культур к корневым гнилям. — В кн.: Генетика и селекция болезнеустойчивых сортов зерновых культур растений. М., 1974, с. 174-178.

Г о л д о в с к и й А. А. Основы учения о состояниях организмов. Л., Наука, 1977, 116 с.

Г о р л е н к о М. В. Краткий курс иммунитета растений к инфекционным болезням. М., Высшая школа, 1973, 366 с.

Г о р л е н к о М. В. Миграции фитопатогенных микроорганизмов. М., Изд-во Моск. ун-та, 1975, 108 с.

Г о р л е н к о М. В. Эволюция паразитизма фитопатогенных грибов. — Микология и фитопатология, 1976, т. 10, № 1, 5-10.

Д у р ы н и н а Е. П., Ч и ч е в а Т. Б. Роль почвы в сохранении и распространении фитопатогенных грибов. — В кн.: Итоги науки и техники. Защита растений, т. 2. Изд-во ВИНТИ АН СССР, 1980, с. 73-115.

Дьяков Ю. Т. Физиолого-биохимические механизмы устойчивости растений к грибным болезням. - В кн.: Итоги науки и техники. Защита растений, т. 3. М., Изд-во ВИНТИ АН СССР, 1983, с. 5-90.

Дьяков Ю. Т., Деметьева М. И., Семенова И. Г., Успенская Г. Д., Яковлева Н. П. Общая и сельскохозяйственная фитопатология. М., Колос, 1984, 495 с.

Звягинцев Д. Г. Взаимодействия микроорганизмов с твердыми поверхностями. М., Изд-во Моск. ун-та, 1973, 176 с.

Кант Г. Зеленое удобрение. М., Колос, 1982, 128 с.

Красильников Н. А. Микроорганизмы почв и высшие растения. М., Изд-во АН СССР, 1958, 463 с.

Методические указания по диагностике корневых гнилей хлебных злаков. (А.А.Бенкен, А.Ф.Коршунова, А.Я.Семенов и др.). Л., ВНИИ защиты растений, 1977, 56 с.

Мирчинк Т. Г. Почвенная микология. М., Изд-во Моск. ун-та, 1976, 206 с.

Мишустин Е. М., Емцев В. Т. Микробиология. М., Колос, 1978, 360 с.

Обыкновенные корневые гнили зерновых культур. Библиографический указатель. (Под. ред. В.А.Чулкиной). Новосибирск, 1980, 144 с.

Одум Ю. Основы экологии. М., Мир, 1975, 740 с.

Работнов Т. А. Фитоценология. И., Изд-во Моск. ун-та, 1978, 384 с.

Райс Э. Аллелохимия. М., Мир, 1978, 392 с.

Расселл Г. Э. Селекция растений на устойчивость к вредителям и болезням. М., Колос, 1982, 421 с.

Сидорова И. И. Биологические методы борьбы с фитопатогенными грибами. - В кн.: Итоги науки и техники. Защита растений, т. 2. М., Изд-во ВИНТИ АН СССР, 1980, с. 116-157.

Стратегия борьбы с вредителями, болезнями растений и сорняками в будущем. (Перев. с англ., ред. Ю.Ф.Фадеев). М., Колос, 1977, 381 с.

Тарр С. Основы патологии растений. М., Мир, 1975, 586 с.

Уиттекер Р. Эволюция сообществ и экосистем. М., Прогресс, 1980, 327 с.

Чичева Т. Б. Влияние свойств почвы и минеральных удобрений на поражение зерновых культур корневой гнилью. Автореф. канд. дис. М., Моск. ун-та, 1979, 24 с.

Ч у л к и н а В. А. Корневые гнили хлебных злаков в Сибири. Новосибирск, 1973, 106 с.

Щ е к о ч и х и н а Р. И. Роль токсинов *Helminthosporium sativum* в патогенезе корневой гнили пшеницы. - Микология и фитопатология, 1975, т. 9. № 6, 518-523.

Э в а н с Э. Э. Болезни растений и химическая борьба с ними. М., Колос, 1971, 288 с.

Эволюция и систематика грибов. Теоретические и прикладные аспекты. (Сб. науч. трудов под ред. Н.С.Новотельновой). Л., Наука, 1984, 197 с.

Эпифитотии болезней растений. (Перв. с англ. под ред. К.М.Степанова и Б.И.Гуревича). М., Колос, 208 с.

Д о м с х К. М., G a m s W. Fungi in agricultural soils. N.Y., 1972, 290 p.

G a r r e t t S. D. Pathogenic root infecting fungi. Cambr. Univ. Press, 1970, 294 p.

G r i f f i n D. M., Ecology of soil fungi. London, 1972, 195 p.

L o c k w o o d J. L. Fungistasis in soils. - Biol. Revs. Cambridge Phil. Soc., 1977, vol. 52, N 1, 1-43.

P r i n g l e R. B. Role of toxins in etiology of root rot disease of wheat. - Can. J. Bot., 1977, vol. 55, N 13, 1801-1806.

S a l l a n s B. J., Root rot of cereals. - Bot. Rev., 1965, vol. 31, N 4, 505-536.

Soil-borne plant pathogens. (Eds. B.Schippers, W.Gams) . London, 1979, 686 p.

S t r o b e l G. A. Phytotoxins produced by plant parasites. - Ann. Rev. Plant Physiol., 1974, vol. 25, 541-566.

S u s s m a n A. S., H a l w o r s o n H. O. Spores: their dormancy and germination. N.Y.-L., 1966, 270 p.

Theory and practice of biological control. L., 1976, 618 p.

О Г Л А В Л Е Н И Е

ВВЕДЕНИЕ	стр. 3
ГЛАВА I. Почвообитающие фитопатогенные грибы и вызываемые ими поражения растений	6
Гибель семян и проростков. Корневые гнили. Обыкновенная корневая гниль яровой пшеницы. Корневая гниль озимых злаков. Потемнение основания стебля пшеницы. Корневые гнили древесных растений. Увядания растений. Болезни, связанные с гипертрофией тканей. "Минорные" почвообитающие фитопатогенные грибы. Корневые болезни в условиях теплиц.	
ГЛАВА 2. Неинфекционные поражения корней в почве	30
Утомления и токсикозы почвы. Истощение элементов питания в почве. Накопление в почве токсических выделений. Токсикозы почвы, вызываемые микроорганизмами. Повреждение корней абиотическими факторами среды.	
ГЛАВА 3. Экологические особенности взаимодействия паразита и хозяина и возникновения болезней растений	43
Понятие о сопряженной эволюции у грибов в биоценозах. Взаимодействие организмов в биоценозах. Основные эколого-трофические группы у грибов. Гипотезы о происхождении паразитизма у почвенных фитопатогенов. Источники инфекции при корневых болезнях и их распространение. Динамика популяции фитопатогенных грибов в природе.	
ГЛАВА 4. Основные принципы защиты от почвенных патогенных грибов	69
Проблемы получения устойчивых сортов. Агротехнические методы. Севообороты и чередование культур. Монокультура. Удобрения и свойства почвы как фактор устойчивости к корневым патогенам. Химический метод защиты. Биологический метод защиты.	
РЕКОМЕНДУЕМАЯ ЛИТЕРАТУРА	104

Екатерина Петровна Дурниина, Лев Лукич Великанов

ПОЧВЕННЫЕ ФИТОПАТОГЕННЫЕ ГРИБЫ

Зав. редакцией Н.М. Глазкова

Редактор Н.Г. Комлева

Технический редактор Л.Р. Черемискина

Подписано к печати 21.05.84. Л-76252. Формат 60x90/16.
Бумага офс. № 1. Офсетная печать. Усл.печ. л. 6,75
Уч.-изд. л. 6,19. Тираж 500 экз. Заказ 1488
Цена 20 коп. Заказная

Ордена "Знак Почета" издательство Московского университета
103009, Москва, ул. Герцена, 5/7.
Типография ордена "Знак Почета" изд-ва МГУ. Москва, Ленинские горы